

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento Interuniversitario de Ecología

**FRONTERAS ECOLÓGICAS EN AMBIENTE
MEDITERRÁNEO. IMPLICACIONES EN LA
DIVERSIDAD BIOLÓGICA**



* 5 3 0 9 6 0 7 3 3 6 *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

Tesis Docoral

Lucía Ramírez Sanz

Julio, 1996



ARCHIVO

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento Interuniversitario de Ecología

**FRONTERAS ECOLÓGICAS EN AMBIENTE
MEDITERRÁNEO. IMPLICACIONES EN LA
DIVERSIDAD BIOLÓGICA**

Memoria para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas presentada por

Lucía Ramírez Sanz

Este trabajo ha sido dirigido por Miguel Angel Casado, Profesor Titular
de Ecología de la Universidad Complutense de Madrid

Madrid, Junio de 1996

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Lucía Ramírez', with a long, sweeping horizontal stroke underneath.

Fdo.: Lucía Ramírez Sanz

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Miguel A. Casado', with a large, oval-shaped flourish underneath.

VºBº Miguel Angel Casado

I. INTRODUCCIÓN	1
1. PUNTOS DE INTERÉS EN EL ESTUDIO DE LAS FRONTERAS ECOLÓGICAS.	7
2. EL CONCEPTO DE ECOTONO	11
3. FUNCIÓN DE LAS FRONTERAS O ECOTONOS EN EL PAISAJE	17
4. FLUJOS ENTRE SUBSISTEMAS	21
5. PLANTEAMIENTO Y ESTRUCTURA DE LA TESIS	21
II. MATERIAL Y MÉTODOS	27
1. AREA DE ESTUDIO	29
2. SELECCIÓN DE LAS LOCALIDADES	37
3. MUESTREO	45
3.1. VEGETACIÓN	45
3.2. SUELOS	50
3.3. ESTIMA DE LA PRESENCIA DE HERBÍVOROS	53
3.4. CLIMA	53
4. ANÁLISIS DE LOS DATOS	56
4.1. DIVERSIDAD DE ESPECIES	56
4.2. TÉCNICAS DE CLASIFICACIÓN.	58
4.2.1. Nivel de corte en el dendrograma	60
4.3. TÉCNICA DE SIMULACIÓN DE MONTE CARLO	62
III. VALORES DE DIVERSIDAD EN LAS FRONTERAS A DISTINTAS ESCALAS DE ANALISIS	63
1. INTRODUCCIÓN	65
2. MATERIAL Y MÉTODOS	67
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	67
IV. CARACTERIZACIÓN DE LAS FRONTERAS CON DISTINTAS VARIABLES AMBIENTALES Y SU RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD	73
1. INTRODUCCIÓN	75
1.1. ASPECTOS GENERALES SOBRE LOS PROCESOS REGULADORES DE LA DIVERSIDAD	75
1.2. ESTRUCTURA DEL CAPÍTULO	77
2. MATERIAL Y MÉTODO	81
2.1. PRINCIPALES TÉCNICAS ESTADÍSTICAS UTILIZADAS	81
2.2. CÁLCULO DE LA BIOMASA DE ESPECIES LEÑOSAS	82
3. ANÁLISIS CLIMÁTICO	88
3.1. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DE LAS LOCALIDADES DE ESTUDIO	88
3.2. RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD	95
4. ANÁLISIS DE LAS CARACTERÍSTICAS EDÁFICAS	98
4.1. VALORES OBTENIDOS Y RELACIÓN CON OTRAS VARIABLES	98
4.2. RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD	104
5. PRESENCIA DE HERBÍVOROS.	107
5.1. DENSIDAD DE EXCREMENTOS EN MONTES Y PASTIZALES	108
5.2. TIPOS DE FRONTERAS SEGÚN LA DENSIDAD Y EL TIPO DE HERBÍVOROS	111
5.3. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE EXCREMENTOS A LO LARGO DE LA FRONTERA.	113
5.4. RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD	119
6. BIOMASA AÉREA DE LAS ESPECIES DE MATORRAL.	123
6.1. ESTIMA DE LA BIOMASA DE LEÑOSAS	123
6.2. BIOMASA DE LEÑOSAS EN LOS SECTORES DE MONTE Y RELACIÓN CON OTRAS VARIABLES	128
6.3. COBERTURA HERBÁCEA EN LOS SECTORES DE PASTIZAL Y RELACIÓN CON OTRAS VARIABLES.	132
6.4. RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD	133

V. CARACTERIZACIÓN FLORÍSTICA DE LAS FRONTERAS Y SU RELACIÓN CON LA DIVERSIDAD Y LA BIOMASA 139

1. INTRODUCCIÓN	141
1.1. ESTRUCTURA FLORÍSTICA	141
1.2. DIVERSIDAD	143
1.3. INTERACCIÓN ENTRE UNIDADES	144
2. MATERIAL Y MÉTODO	145
2.1. AMPLITUD DE NICHOS COMO MEDIDA DE LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL.	145
2.2. TIPIFICACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MONTE Y PASTIZAL	146
2.3. CLASIFICACIÓN DE PARCELAS	147
2.4. TENSIÓN FLORÍSTICA Y TERMODINÁMICA	147
3. DIVERSIDAD Y ORGANIZACIÓN ESPACIAL. ENFOQUE GENERAL.	149
3.1. LA LOCALIDAD COMO UNIDAD DE ANÁLISIS	150
3.2. SECTORES DE MONTE Y PASTIZAL	158
4. CARACTERIZACIÓN DE LOS SECTORES DE MONTE Y PASTIZAL.	164
4.1. TIPIFICACIÓN DE COMUNIDADES	164
4.2. COOCURRENCIA ESPACIAL DE COMUNIDADES	178
5. ANÁLISIS ESTRUCTURAL A NIVEL DE PARCELA	183
5.1. CARACTERIZACIÓN FLORÍSTICA DE LAS PARCELAS	183
5.2. TIPOLOGÍA DE FRONTERAS	194

VI. PATRONES DE VARIACIÓN DE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA, DIVERSIDAD Y BIOMASA LEÑOSA A LO LARGO DE LAS FRONTERAS. 203

1. INTRODUCCIÓN	205
2. MATERIAL Y MÉTODOS	209
2.1. PERFILES DE VARIACIÓN DE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA, DIVERSIDAD Y BIOMASA A LO LARGO DE LOS TRANSECTOS.	209
2.2. MÉTODO PARA LA CLASIFICACIÓN DE PERFILES	210
3. PERFILES DE VARIACIÓN DE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA	213
4. PERFILES DE VARIACIÓN DE LA BIOMASA LEÑOSA.	223
5. PERFILES DE VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD	231
6. RELACIÓN ENTRE COMPOSICIÓN FLORÍSTICA, BIOMASA Y DIVERSIDAD SEGÚN SU DISTRIBUCIÓN A LO LARGO DE LAS FRONTERAS.	239

VII. SÍNTESIS E INTEGRACIÓN GENERAL 245

1. INTRODUCCIÓN	247
2. MATERIAL Y MÉTODO	249
3. MODELO DE VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD. COMPARACIÓN ENTRE LOCALIDADES	253
4. MODELO DE VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD A TRAVÉS DE LAS ZONAS DE FRONTERA	263

VIII. CONCLUSIONES 275

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 279

ANEXOS 296

I. Introducción

El paisaje puede ser considerado desde tres puntos de vista. Primero, desde un punto de vista perceptivo, utilizado fundamentalmente en literatura y arte (Naveh y Lieberman 1990), considerando el paisaje como un escenario (Bartkowski 1984; (Zonneveld 1984) o un bien estético. Segundo, planteando el paisaje como una superposición de elementos que dan lugar a un determinado patrón espacial. Y tercero, analizando el paisaje como un ecosistema (Zonneveld 1985; Zonneveld 1988; Risser *et al.* 1984). En este sentido Bernáldez (1981) describe el paisaje como "la parte fácilmente perceptible de un sistema de relaciones ecológicas subyacentes", distinguiendo entre fenosistema o conjunto de componentes perceptibles en forma de escena y criptosistema o parte subyacente que proporciona la información para comprender el geosistema (Bernáldez 1978a). Esta visión ecosistémica del paisaje es la que tiene una mayor aceptación en la actualidad y en ella quedan incluidos algunos de los puntos de vista anteriores.

A partir de esta definición de paisaje dos aspectos toman protagonismo. Por una parte el papel dinámico del hombre en las características del paisaje que de hecho ha sido descrito por algunos autores como el conjunto de elementos donde puede leerse la historia natural y las actividades humanas de un territorio (Bernáldez 1989). Por otro lado el conjunto de relaciones ecológicas subyacentes. Las fronteras ecológicas, manchas con diferentes características estructurales y funcionales (como

por ejemplo entre monte esclerófilo mediterráneo y pastizales), representan elementos del paisaje muy asociados a estos dos aspectos. Primero porque se trata de fronteras fundamentalmente de origen antrópico y segundo por ser los puntos de conexión entre distintas unidades o teselas en el territorio que regulan los flujos de materia y energía entre ellas.

El paisaje en la España mediterránea es un mosaico de unidades de diferente grado de madurez resultado de la historia de uso humano. En este paisaje en mosaico son muy frecuentes los contactos entre matorral esclerófilo mediterráneo y pastizales seminaturales utilizados como base en el presente estudio. Estas fronteras no responden a un cambio en la geología del terreno sino que son el resultado de la acción del hombre al favorecer un pastizal cuya composición florística responde al uso tradicional del territorio, fundamentalmente ganadero extensivo. La frontera entre ambos sistemas está así sometida a la vez al efecto de la sucesión que trata de minimizar las diferencias a ambos lados de la misma, de la explotación de herbívoros domésticos y silvestres que favorece el mantenimiento de las características del pasto y los flujos horizontales de energía e información. Las diferencias entre fronteras deberán por tanto estar muy influidas por estos procesos.

Los contactos entre monte y pastizal forman parte del paisaje de los sistemas agrarios tradicionales de la España mediterránea. Estos sistemas se han manifestado como altamente eficaces en el mantenimiento de altos valores de diversidad (Naveh y Whittaker 1979; Schmida 1986; Montalvo *et al.* 1993) gracias a una presión adecuada de herbívoros domésticos y silvestres. A su vez estos contactos y su estrecha relación con el uso ganadero proporcionan un balance neto de energía positivo en las zonas de monte (Gómez Sal *et al.* 1992). El mantenimiento de estos sistemas resulta además importante para una gran cantidad de fauna cuyo ciclo vital depende de la existencia de este tipo de contactos y flujos. Así por ejemplo algunas especies de mariposas encuentran las plantas nutricias para sus larvas en el monte pero liban, se asolean y cortejan en las zonas de pastizal contiguo (Viejo *et al.* 1992). En algunas zonas mediterráneas se ha constatado una mayor diversidad de mariposas en los claros de melojar en los que se establece un pastizal aprovechado por el ganado que en melojares o encinares densos (Viejo *et al.* 1992). Este es sólo

un ejemplo del delicado equilibrio existente entre fauna silvestre, ganadería, pastizales y montes.

El estudio de las áreas de matorral denominadas marginales resulta de gran interés, pues puede aportar conocimientos útiles para su gestión de manera compatible con su conservación. Se trata de áreas de una gran riqueza de especies y capacidad productiva. Su sobreexplotación implica la pérdida de estos ecosistemas, y su abandono favorece el desarrollo de zonas monoespecíficas con especies exóticas, actividades que en ambos casos ocasionan una importante pérdida de diversidad biológica.

Los cambios producidos en las actividades humanas ocasionan en muchos casos cambios en la heterogeneidad del paisaje por la eliminación de algunas fronteras y la creación de otras nuevas (Urban *et al.* 1987; Delcourt y Delcourt 1988). Cambios de un sistema tradicional agrosilvopastoral a otro más intensivo producen generalmente una mayor simplificación estructural, y alteran los valores de diversidad, los flujos entre unidades y por consiguiente las características de las fronteras (Godron y Forman 1983; Phipps *et al.* 1986a; Phipps *et al.* 1986b). La influencia de estos cambios en las comunidades de plantas puede evidenciarse a través del estudio de la dinámica de las zonas de frontera y los intercambios de materia, energía e información entre las unidades del paisaje (Wiens *et al.* 1985; Gosz y Sharpe 1989; Gosz 1991). El aumento o disminución en el grado de fragmentación del territorio y su patrón espacial son también parámetros que evidencian cambios en las comunidades de plantas. Las zonas de frontera tienen, en este sentido una gran importancia al ser unos buenos indicadores de la historia de uso del territorio.

Por otro lado, la visión holística del paisaje considera este como un sistema abierto, de manera que cada unidad únicamente puede ser descrita adecuadamente si se tienen en cuenta las interacciones con otras unidades (Zonneveld 1988). A partir de la década de los años 80 se ha producido un notable interés en la ecología por el papel de la interacciones entre unidades (Wiens *et al.* 1985; Franklin y Forman 1987) en el que las zonas de frontera o ecotonos son sin duda un punto fundamental. El comportamiento del paisaje de este modo depende no sólo de las características de la

unidades homogéneas sino también de la naturaleza de los ecotonos o fronteras y de las interacciones entre ellos y las distintas teselas del paisaje.

1. Puntos de interés en el estudio de las Fronteras Ecológicas.

Un determinado territorio sometido a la influencia antrópica, como el utilizado en este estudio, puede ser considerado como un mosaico de unidades de diferente grado de madurez, composición y estructura. Cada unidad puede ser definida como un área con mayor simplicidad (composición, estructura, distribución de recursos) que el sistema en su conjunto. Estas unidades están sujetas de forma natural a cambios debidos a perturbaciones (fuego, herbívoros, terremotos, etc.), cambios ambientales, ciclos climáticos (Delcourt *et al.* 1983; Hansen y Walker 1985), procesos bióticos internos (Watt 1947; Urban *et al.* 1987) etc. Pero también están sujetas a cambios artificiales resultado de una serie de fenómenos de expansión, contracción o fragmentación producidos por las acciones humanas, que implican la creación de nuevas fronteras entre estas unidades y la eliminación de otras.

La cuenca mediterránea se caracteriza por ser un paisaje en mosaico con un alto grado de diversidad biológica (Pineda *et al.* 1981b; Schmida 1986). Su conservación es un desafío en el contexto del desarrollo tecnológico. Aunque en el pasado las actividades humanas transformaron gradualmente los ecosistemas originales, las prácticas tradicionales que han sobrevivido en la región han demostrado la compatibilidad de las actividades agrarias con el mantenimiento de la diversidad biológica. Esto ha permitido la coexistencia de áreas bien conservadas, de diferente tamaño y grado de explotación que junto con otras más explotadas (cultivos y especialmente pastizales).

La existencia de fronteras entre subsistemas de diferente madurez, complejidad o tasa de renovación es una referencia adecuada para entender la estructura en mosaico del territorio. Fronteras y gradientes regionales permiten sintetizar las características ecológicas esenciales de los cambios del paisaje, tanto a escala local como regional. Esto puede ser interpretado en términos de la diversidad biológica y su mantenimiento bajo diferentes usos del territorio y cambios globales (Hansen *et al.* 1988b).

A estos cambios directos hay que sumar los efectos de un posible cambio climático que produciría alteraciones importantes en la biosfera. Bajo estas condiciones se pueden modificar las interacciones entre los elementos del paisaje, siendo las zonas de transición, ecotonos o fronteras, donde éstas pueden manifestarse con mayor intensidad ya que según algunos autores (Hansen *et al.* 1988a) los organismos de estas zonas están más cerca de sus límites de tolerancia por lo que su respuesta a cambios ambientales es más rápida. De esta forma, el estudio de estas zonas de transición y de las interacciones entre los elementos o unidades del paisaje resulta esencial para poder entender e interpretar los cambios que en él se pueden producir a gran escala (di Castri *et al.* 1988b; Gosz 1992).

El área central de una unidad o sistema en el territorio se puede considerar como cercana a su óptimo ambiental y los cambios en estas condiciones son rápidamente amortiguados a través de las interacciones biológicas (competencia inter e intraespecífica, herbivoría, predación etc.). En el borde de esa unidad el control de las interacciones es menor, y por tanto, la influencia de un cambio climático es mayor (Neilson 1992). Los cambios producidos así a escala local pueden ser indicadores de cambios a escala global (cambio climático) aunque esto no quiere decir que los cambios observados a una escala se mantengan necesariamente a otra de mayor o menor detalle.

Los cambios de uso del suelo y la heterogeneidad en áreas rurales mediterráneas están determinados tanto por factores físicos ambientales, principalmente climáticos, como por tendencias socioeconómicas, como por ejemplo los cambios derivados de las políticas agrarias europeas y nacionales. El progresivo abandono de explotaciones agrarias tradicionales y los cambios de usos del suelo por estas políticas están produciendo modificaciones en el paisaje mediterráneo favoreciendo la uniformidad espacial y la simplificación del complejo sistema de relaciones característico de territorios heterogéneos.

Por otro lado, un posible cambio climático puede también influir sobre la heterogeneidad espacial de un territorio. Esto podría detectarse por la modificación diferencial de la estructura interna de los sectores de estos espacios mosaicistas o por la expansión de unos sectores en detrimento de otros. Los cambios de un

conjunto amplio de parámetros ecológicos a ambos lados de zonas de frontera pueden ser de utilidad como indicadores de dicho cambio climático y sus consecuencias ambientales (Pineda *et al.* 1987).

Entre los principales parámetros que pueden variar como consecuencia de esta alteración del paisaje están los que afectan principalmente a los valores de diversidad. Numerosos trabajos relacionan la heterogeneidad espacial con la diversidad (Usher 1973; Forman y Boudry 1984; Wiens *et al.* 1985; Schonewald Cox y Bayless 1986; Turner y Bratton 1987; Jagomägi *et al.* 1988; van der Maarel 1976; Zolyomi 1987; Yahner 1988), si bien muchos son modelos muy teóricos o bien analizan problemas de conservación muy concretos difícilmente aplicables a zonas mediterráneas. Las consecuencias de esta simplificación de la diversidad biológica en ambientes mediterráneos es por el momento un aspecto poco conocido (Rescia *et al.* 1994; Rescia *et al.* 1995).

Diversos autores hablan de una posible disminución drástica de la biodiversidad como consecuencia tanto de la fragmentación del territorio como del cambio climático inducido en los ecosistemas y sus fronteras (di Castri y Hansen 1992). Estos procesos producen la ruptura de las relaciones interespecíficas con la consiguiente invasión de especies exóticas más adaptadas a las nuevas condiciones ambientales (di Castri 1991). Las áreas de clima mediterráneo junto con otras como la tundra, zonas alpinas, marismas e islas, proporcionan condiciones ideales para el estudio de los efectos de un potencial cambio climático (Eybergen y Groot 1988; Goodman y Usher 1989; Mooney 1991). Estos cambios pueden tener efectos diferentes tanto en las características intrínsecas de los ecosistemas como en los flujos que se establecen a ambos lados de sus fronteras ecológicas. En este sentido las fronteras pueden ser también consideradas como unos lugares muy propicios para estudios de cambio climático (Gosz y Sharpe 1989; Hansen *et al.* 1988b). La diversidad biológica dentro y entre ecosistemas puede ser un eficiente indicador de las alteraciones causadas por estos cambios climáticos (Pineda *et al.* 1987). Así, parámetros como el avance o retroceso de las fronteras, cambios en la tipología y propiedades ecológicas (diversidad beta, distribución de la biomasa, abundancia de especies raras etc.) a lo largo de gradientes ambientales pueden ser considerados como indicadores de dichos cambios.

Por otro lado, la relación entre las fronteras ecológicas y la diversidad es un punto de interés en ecología ya que estas zonas pueden servir bien como barreras o como corredores entre grupos de especies, y porque representan hábitats óptimos para algunas especies e inhóspitos para otras (Hansen *et al.* 1988a).

A partir de estos supuestos parece clara la necesidad de comprender la estructura, función y dinámica de las zonas de frontera para desarrollar criterios objetivos que muestren los cambios que se producen en estas zonas como consecuencia de los cambios ambientales (Delcourt y Delcourt 1992).

Algunos trabajos hablan de las fronteras como zonas con una función estabilizadora en el paisaje (van der Maarel 1976; Forman 1987 entre otros) aunque también podrían considerarse como zonas con una gran fragilidad y por tanto menos constantes que los sistemas adyacentes. Sin embargo pocos estudios analizan estas cuestiones en profundidad suficiente como para comprender con claridad su papel en el paisaje. Igualmente falta por analizar el papel de los ecotonos como indicadores de cambios en el paisaje y su importancia en la conservación de la naturaleza (refugio de especies raras, fuente de diásporas etc.). Numerosos autores han denunciado la necesidad de estudios empíricos que analicen la estructura y función de los ecotonos (Herben 1992; Hansen y di Castri 1992; entre otros) para desarrollar la llamada "teoría de ecotonos" (di Castri *et al.* 1988b; Hansen *et al.* 1992a; Forman y Moore 1992). Para identificar las características ecológicas fundamentales en estas zonas de contacto son especialmente una serie de aspectos como la propia definición del concepto de frontera o ecotono, su papel en el paisaje, su influencia en los flujos de materia y energía, su detección y su dependencia de la escala de análisis. La complejidad y dificultad que entrañan estos procesos determinan la escasez de trabajos existentes en este sentido.

2. El concepto de ecotono

El concepto de ecotono, del griego Oikos (casa) y Tonos (tensión), fue utilizado por primera vez por Clements en 1905 para referirse a la zona de tensión donde las especies principales de comunidades adyacentes encuentran sus límites. En este sentido el ecotono era considerado únicamente como una línea que marca un cambio. Algunos años después este concepto toma importancia en ecología siendo recogido en numerosos diccionarios (Jackson 1928; Henderson *et al.* 1953) si bien se amplía su significado con respecto a la primera definición de Clements y el ecotono pasa a ser definido como una zona intermedia entre dos comunidades bien diferenciadas. De acuerdo con este matiz Clements en 1936 puntualiza su primera definición hablando de comunidad de transición.

Esta definición de ecotono no fue ni mucho menos definitiva, sino que ha ido variando con el tiempo surgiendo otras (Odum 1971; van der Maarel 1976; Wiens *et al.* 1985; Jenik 1992 entre otras) con la misma idea básica, pero que poco a poco van aportando una visión más amplia del concepto. Así, (Jagomägi *et al.* 1988) amplían la idea de ecotono considerando no solo los cambios en el espacio, sino también en el tiempo y define el ecotono como "aquella sección del espacio o el tiempo donde las condiciones ecológicas cambian con una rapidez mayor que en las zonas adyacentes, produciendo importantes cambios en la estructura, función y composición de las comunidades".

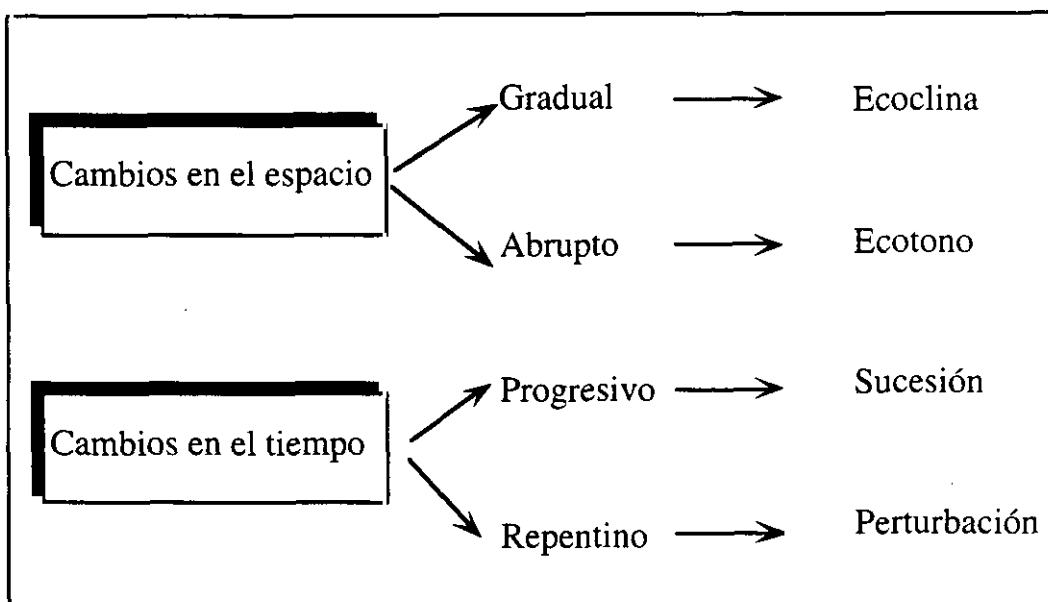
En 1987 el grupo de trabajo MAB/SCOPE (Holland 1988) intenta aunar todos los conceptos ofreciendo la siguiente definición: un ecotono es "la zona de transición entre sistemas ecológicos adyacentes que mantiene unas características propias definidas por su escala espacio-temporal y por la fuerza de las interacciones que se producen entre los dos subsistemas en contacto". Esta definición parece ser definitivamente la más aceptada por los ecólogos, si bien es común utilizar como sinónimos los términos zona de tensión, borde, frontera o zona de transgresión. El concepto de comunidad marginal, utilizado en la literatura fitosociológica desarrollada por la escuela de Zurich-Montpelier, puede en parte ser también

considerado como un sinónimo. Así la clase *Trifolia-Geranietea* es definida en estos términos (Moravec 1983) pudiendo corresponder con el concepto de ecotono definido.

Otro concepto que surge asociado al de ecotono es el de ecoclina, si bien su aparición en la literatura ecológica fue mucho más tardía y su uso mucho menos frecuente. Diversos autores definen ecoclina como una diferenciación de comunidades ocasionada por factores microclimáticos controlados por cambios en la orientación de las laderas (Clements 1936; Clements y Shelford 1939; Grebenscikov 1965; Whittaker 1970). Definiciones más modernas se refieren a un gradiente en un área, afectado por factores abióticos o producido por otros bióticos. (Sedlag y Weinert 1987) definen la ecoclina como una serie espacial de comunidades que gradualmente, sin que se pueda definir una línea de frontera, cambian de una a otra. Este cambio está lógicamente relacionado con la existencia de un gradiente ambiental y depende de la escala de observación.

El uso de uno u otro concepto puede resultar en ocasiones complicado ya que es posible encontrar áreas en las que algunas características del ecosistema muestran una variación cuantitativamente gradual pero que sin embargo implican un abrupto cambio cualitativo (Jenik 1992).

En definitiva, parece que existe una gran variedad de términos en relación con el tema. El siguiente esquema propuesto por di Castri y Hansen (1992) intenta aclarar diversos conceptos.



El presente trabajo únicamente considera los cambios que se manifiestan en el espacio. De esta manera, hablaremos de frontera para referirnos en general a la zona de contacto entre dos subsistemas o unidades del territorio refiriéndonos a ecotono cuando sea posible detectar un cambio abrupto de alguno de los parámetros analizados, y de ecoclina cuando el cambio en el espacio se produzca de una manera gradual.

En cualquier caso la utilización de uno u otro concepto es algo relativo que depende tanto de la escala de trabajo (local, regional o continental) como del nivel de organización elegido (organismo, comunidad, ecosistema). De hecho siempre es posible encontrar una escala de mayor o menor detalle para la cual exista un gradiente en las características edáficas, microclimáticas etc. Una frontera que resulta clara examinada a un determinado nivel puede incluso desaparecer a otro nivel jerárquico (Allen y Starr 1982; O'Neil *et al.* 1986; Urban *et al.* 1987).

Por todo ello, uno de los aspectos importantes a tener en cuenta en los estudios de fronteras es el referente a la escala de muestreo. La elección de la escala del estudio más apropiada en cada caso es fundamental para proporcionar un adecuado rendimiento de la información. Carline *et al.* (1989) comparan la elección de la escala más adecuada para estudiar los procesos ecológicos con la visión de una pantalla de televisión. Ver la pantalla lo suficientemente cerca como para distinguir

cada uno de los puntos de la imagen, es decir analizar la pantalla a una escala muy grande, puede producir información muy detallada, pero impide conocer la imagen completa que forman todos los puntos en conjunto. Por el contrario observar la televisión a una gran distancia o análisis a pequeña escala puede proporcionar una imagen borrosa.

Este aspecto es especialmente importante en el estudio de las fronteras ecológicas al formar parte de la propia definición de frontera o ecotono (Gosz 1991) como zonas de transición entre las unidades del paisaje, ya que el paisaje puede ser heterogéneo a una escala, pero homogéneo a otra (Meentemeyer y Box 1987; Gosz y Sharpe 1989). Estas consideraciones sugieren la importancia de los estudios a múltiples escalas que puedan identificar patrones o procesos generalizables a todas ellas, frente a aquellos que se manifiestan únicamente a una escala particular (Wiens *et al.* 1985).

La identificación o detección de una frontera se convierte así en algo relativo. De hecho ésta puede consistir en numerosas fronteras tanto estructurales como funcionales que pueden ser temporalmente asincrónicas y que pueden o no ser detectables a simple vista. Este tipo de consideraciones hacen que cuestiones tan básicas como que es una frontera o donde se localiza una frontera no tengan una fácil respuesta, salvo si esta es !depende! (Gosz 1991).

3. Función de las fronteras o ecotonos en el paisaje

La función de las fronteras en el paisaje depende fundamentalmente de su estructura, que en las fronteras ecológicas está definida fundamentalmente por las tres dimensiones del espacio: alto, ancho y largo (Forman y Moore 1992). La anchura se refiere a la porción de la unidad del paisaje donde las condiciones ambientales difieren de las existentes en el interior, variando por tanto la composición y abundancia de las especies. La altura se refiere a la estratificación vertical de la vegetación, y el largo hace referencia a la longitud de la frontera y su curvilinearidad. Estas tres dimensiones son los aspectos básicos para definir la estructura de una frontera si bien otros dos aspectos deben ser tenidos en cuenta; porosidad y contraste, dada su vital importancia en la función que la frontera desempeña en las relaciones existentes entre los sistemas en contacto. La porosidad regula fundamentalmente la permeabilidad a través de la frontera y el contraste combina el grado de diferencia entre los dos sistemas en contacto y la brusquedad de este (Forman y Moore 1992). La combinación de estos aspectos estructurales determina el papel funcional de las fronteras en el paisaje. Se pueden considerar cinco funciones principales de las fronteras ecológicas: i) como conductos o corredores que canalizan los movimientos de objetos a lo largo del perímetro de la frontera (Hardt y Forman 1989), ii) como filtros o barreras que regulan los elementos que pasan a su través (Brandle *et al.* 1988), iii) como fuente de materia(propágulos, agua etc.) producida en la frontera y exportada a las unidades adyacentes (Johnson 1988), vi) como sumidero de partículas transportadas por el viento o sedimentos arrastrados por el agua y v) como hábitat para ciertas especies al proporcionar unas condiciones ambientales distintas a las existentes en cualquiera de los dos subsistemas que separa (Brandle *et al.* 1988; Yahner 1988).

Estas cinco funciones son precisamente las que se consideran en los denominados "corredores ecológicos" (Forman 1991; Bennet 1991; Merriam 1990, 1991). De aquí que las fronteras puedan ser consideradas como un tipo especial de corredor aunque estructuralmente sean muy diferentes ya que las fronteras separan dos sistemas o elementos del paisaje distintos mientras que un corredor puede

separar elementos distintos o similares y además puede tener interrupciones o huecos (Forman y Moore 1992).

Las fronteras ofrecen así una importante posibilidad para el manejo y control del territorio al permitir modificar los movimientos entre las unidades de este. Por ejemplo la localización de bandas o zonas arboladas conocidas como filtros verdes son un mecanismo para modificar la calidad de las aguas. La configuración de una frontera puede ser alterada para potenciar una determinada especie o grupos de animales silvestres. La necesidad de conocer a fondo las consecuencias de estas actuaciones pasa por un conocimiento profundo de la estructura y función de las zonas de frontera.

4. Flujos entre subsistemas

Según la definición aceptada del término ecotono, estos son lugares de interacciones entre los subsistemas en contacto (intercambio de energía, materia e información genética). En este sentido han sido comparados con las membranas celulares, que filtran las entradas y salidas y son a la vez responsables de mantener la integridad del conjunto (Wiens *et al.* 1985; Johnston y Naiman 1987). Al igual que las membranas pueden actuar como zona de amortiguación entre comunidades, que actúan como barrera más o menos permeable en el paisaje y que confieren estabilidad a las comunidades adyacentes (Maarel 1976; Wiens *et al.* 1985; Holland 1988). Esta estabilidad viene dada por el control que ejercen las fronteras en la expansión de las perturbaciones producidas en las unidades del paisaje. Una determinada perturbación se dispersa más fácilmente en un paisaje homogéneo que en uno heterogéneo. Así, esta dispersión debe ser inversamente proporcional a la fuerza o intensidad y a la frecuencia de las fronteras entre las unidades del territorio (Gosz 1991). La mayor o menor permeabilidad es una consecuencia tanto de las características de la frontera por sí misma (anchura, forma, etc.) como de la respuesta de diferentes tipos de material, organismos o factores abióticos a la existencia de fronteras. De esta forma una frontera puede ser muy permeable para ciertas transferencias y absolutamente impermeable para otras. Se deduce de esto su gran influencia en las propiedades de las unidades del territorio como elementos homogéneos y en las relaciones entre estas unidades o componentes del paisaje.

Las fronteras entre matorral esclerófilo mediterráneo y pastizales representan zonas de contacto entre sistemas con características ecológicas bien diferenciadas. Los primeros se caracterizan por poseer una baja tasa de renovación y un gran acumulo de biomasa, mientras que los segundos, de gran simplicidad estructural, tienen características opuestas y una alta productividad primaria. Se trata pues de fronteras asimétricas (Margalef 1974) en las que los dos sistemas en contacto difieren fundamentalmente en el grado de madurez. Este concepto de asimetría coincide con el postulado por van Leeuwen (1965 y 1966) cuando habla de limes convergen en contraposición con limes divergens o fronteras simétricas en las que la estructura y función a ambos lados de la divisoria es muy semejante, estando las

diferencias marcadas únicamente por la sustitución de unas especies por otras vicariantes. Bajo estas situaciones Margalef (1969 y 1974) postula la existencia de flujos asimétricos de materia y energía de tal forma que el sistema más organizado saldría beneficiado en la interacción. Esta transferencia entre sistemas vecinos tiene probablemente una influencia decisiva en la estructura y función de los ecosistemas (Istock y Scheiner 1987; Gómez Sal *et al.* 1991, 1992).

Algunos flujos ecológicos a través de las zonas de frontera pueden ser unidireccionales, moviéndose sólo de una unidad a otra, o bidireccionales. La fuerza de estas interacciones puede variar dependiendo de la escala espacial y temporal, estando a su vez condicionada por el contraste entre las unidades en contacto (Gosz 1991; Holland 1988). Diversos vectores como viento, agua y organismos son responsables de estos movimientos (Forman y Godron 1986). A su vez, tres fuerzas controlan estos vectores: i) difusión o dispersión gradual resultado de una movilidad al azar; ii) flujos de aire o agua dirigidos por la gravedad, temperatura o diferencias de presión y iii) movimientos voluntarios de organismos.

En el caso de las fronteras monte-pastizal estudiadas, la existencia de una cierta pendiente en todos los casos (ver capítulo de área de estudio) determina un flujo pasivo de agua y nutrientes de las zonas altas a las bajas de la ladera (Peco *et al.* 1983; Bernáldez y Pineda 1980), es decir de las zonas de monte a las de pastizal.

La identificación y medición de otros flujos en las zonas de fronteras y especialmente de los que requieren un transporte activo por medio de vectores, es un proceso complicado, de ahí la escasez de trabajos empíricos en este sentido que demuestren su existencia. De entre estos escasos trabajos aquellos que estudian los flujos entre tierra y agua son quizá los más frecuentes (Ward 1989). Así por ejemplo Jackson y Fisher (1986) encontraron en un arroyo del desierto de Sonora que menos del 4% de la biomasa de insectos acuáticos permanecían en el arroyo y que la exportación neta hacia las zonas riparias adyacentes era del orden de 22 gramos por metro cuadrado y año. Otro ejemplo lo representan los numerosos estudios sobre castores, los cuales no sólo son capaces de modificar la configuración de la frontera entre el agua y la tierra, sino que además transportan

cantidades importantes de madera de las comunidades de bosque adyacentes (Howard y Larson 1985; Johnston y Naiman 1987 entre otros).

En los paisajes agrarios se encuentran algunos ejemplos del control de la vegetación riparia en los flujos de nutrientes desde campos de cultivos adyacentes (Cooper *et al.* 1987; Odum 1987) o el efecto de las líneas de arbolado entre cultivos en la microclimatología (Ryszkowski 1992). Así por ejemplo los trabajos Ryszkowski demuestran que una línea de arbolado a sotavento puede disminuir la tasa de evapotranspiración en una zona estimada entre 4 y 8 veces la altura de los árboles. A su vez, los árboles en estas franjas transpiran más agua que plantas de cultivo en campos abiertos. Algunos estudios han demostrado que las zonas agrarias con franjas de árboles transpiran más agua durante el periodo vegetativo que las zonas compuestas sólo por campos de cultivo (Ryszkowski y Kedziora 1987). Sin embargo al principio de la primavera las zonas con líneas de arbolado recolectan entre 20 y 80 mm más de agua que las zonas abiertas (Molga 1983). Esto es debido a que la escorrentía superficial con las primeras lluvias de primavera es menor debido precisamente al efecto de estas bandas de árboles. El efecto de las fronteras en los flujos de agua es un factor importante al determinar el transporte de numerosos elementos químicos. Siguiendo con el ejemplo anterior una franja de árboles no sólo puede suponer una barrera física al paso del agua por escorrentía sino que además se ha comprobado su efecto en la transformación de las características químicas del agua al impedir la migración de algunos compuestos químicos (Ryszkowski y Bartoszewicz 1989; Pauliukevicius 1978).

Poco se sabe sobre los flujos de información en base al intercambio de semillas entre subsistemas. Dos factores son los principales reguladores de este tipo de flujo, el viento y los animales. Davis y Mooney (1985) analizan los flujos de semillas entre zonas de matorral y pastizal californiano mediante la localización de una serie de bandejas en un transecto perpendicular a la frontera no encontrando evidencias de estos flujos. El papel de la fauna, y en especial de los herbívoros, en este intercambio ha sido poco estudiado. Bartholomew (1970) demostró que la actividad de los conejos y otros vertebrados en zonas de contacto monte-pastizal puede ser importante ya que, en su mayoría estos herbívoros utilizaban de forma

complementaria dos sectores en contacto en la frontera al encontrar en el pastizal más alimento, y en el monte de una zona de protección frente a los predadores.

Los animales se consideran como factores bióticos capaces de mover materia y energía entre las unidades del paisaje interconectandolas (Wiens *et al.* 1985; Forman y Godron 1986). Existen pocos estudios que analicen la transferencia de energía por parte del ganado estando la mayoría de ellos centrados en el análisis de la distribución diferencial de excrementos y su importancia en la productividad y la calidad de los pastizales (Dean *et al.* 1975; Arnold y Dudzinski 1978; Edward y Hollis 1982). Gómez Sal *et al.* (1992) analizan realmente estos flujos en zonas de dehesas en el centro de España demostrando que existe una mayor importancia relativa de la acumulación de excrementos en las zonas altas con matorral esclerófilo mediterráneo, mientras que en las zonas bajas dominadas por pastizales tiene mayor importancia el consumo de biomasa (de Miguel 1989). De esta manera el movimiento de materia (biomasa y nutrientes) por parte del ganado tiende a favorecer las zonas altas que "explotan" las zonas bajas de pastizal. Estos resultados apoyan la idea de que el sistema más maduro desde un punto de vista sucesional, en nuestro caso las zonas de monte con mayor acumulo de biomasa y baja tasa de renovación, explota al menos maduro con alta tasa de renovación y poca acumulación de biomasa (Margalef 1963 y 1974; Turner y Bratton 1987). Sin embargo mientras este transporte activo favorece a las zonas de monte, la existencia de un gradiente geomorfológico favorece el transporte de agua y nutrientes de las zonas altas de las laderas a las zonas bajas, donde se localizan los pastizales.

5 . Planteamiento y estructura de la tesis

La investigación que aquí se presenta pretende aportar nuevos datos para el conocimiento de la estructura y función de fronteras ecológicas entre diferentes ecosistemas, principalmente matorrales esclerófilos mediterráneos y pastizales seminaturales.

El estudio se basa en la idea de que la evolución de los ecosistemas en el tiempo depende tanto de la energía que fluye a través suyo como de la que se intercambia en las fronteras (McArthur y Wilson 1967; Saunders *et al.* 1987; Cornell y Lawton 1992). En base a esto se plantea la hipótesis de que esta notable transferencia de información debe dejar una "huella" interpretable en términos de complejidad y diversidad. Los valores de diversidad estarán así determinados tanto por estos factores como por cambios de uso y variaciones climáticas que en última medida interfieren en los flujos de energía.

El estudio se centra en zonas afectadas por un mismo tipo de uso, el cual ha dado lugar a contactos entre matorral esclerófilo mediterráneo y pastizales seminaturales. Con la intención de aislar el efecto que sobre la diversidad tiene la variación climática local, se han considerado las zonas de frontera en un gradiente mesoclimático en el Sistema Central Español. La importancia de considerar gradientes en el seguimiento de la diversidad ha sido recogida en mucho estudios a escala regional y global (Pianka 1966; Grubb 1987; Harrison *et al.* 1992).

El trabajo que aquí se presenta incluye los primeros resultados de un proyecto más amplio del Departamento de Ecología de la Universidad Complutense de Madrid que pretende identificar la relación existente entre la diversidad biológica y espacial y el flujo de energía entre teselas, el consumo de herbívoros domésticos y salvajes, y la persistencia de la materia en las estructuras ecológicas. Como hipótesis general de este proyecto se asume la existencia de un control múltiple de la diversidad biológica a escala regional, cuya relación con las fronteras ecológicas podría estar basada en los siguientes aspectos:

1- Factores locales, tanto físicos como de uso tradicional propios del ambiente que contiene la frontera.

2- Diferencias florísticas (especies, biotipos, organización espacial) a ambos lados de las fronteras.

3- Diferencias termodinámicas (biomasa, producción) entre los dos subsistemas (monte y pasto) que conforman la frontera.

4- Interacciones biológicas dentro de cada subsistema.

5- Interacciones ecológicas entre subsistemas.

La presente tesis no puede ni pretende analizar todos estos aspectos exhaustivamente. Por el contrario se pretende dar un primer enfoque y sentar las bases en un campo prácticamente inexplorado hasta ahora como son las fronteras monte-pastizal en ambiente mediterráneo. Por este motivo el principal esfuerzo se ha centrado en disponer de un elevado número de fronteras repartidas en un amplio territorio y de un extenso abanico de variables ambientales, aunque esto impida alcanzar un elevado nivel de profundidad en el estudio de cada una de ellas. La mayoría de los estudios empíricos existentes sobre fronteras se basan en el análisis de un número muy reducido de ellas por lo que sus resultados son en general poco extrapolables a otras zonas.

El trabajo que aquí se presenta pretende obtener resultados generalizables sobre la estructura y función de las zonas de frontera, a la vez que servir de base para plantear futuras hipótesis de trabajo que puedan ser abarcadas considerando un número reducido de localidades y permita a la vez centrarse en aquellas variables con un papel protagonista en estas zonas. Probablemente el número de preguntas que surjan a partir de esta tesis sea mayor que las que ha sido posible contestar, lo que indica la necesidad de seguir avanzando en esta línea de investigación.

La tesis ha sido organizada en una serie de capítulos con una estructura más o menos encadenada. Es decir, los resultados obtenidos en un capítulo son en general utilizados para el desarrollo de los siguientes. De esta manera, aunque la estructura

de la tesis no es más que una de las posibles formas de organización de los resultados, seguir el orden de los capítulos es imprescindible para poder entender su contenido. Son frecuentes las referencias cruzadas a capítulos o apartados previos.

Tras un capítulo dedicado a la descripción del área de estudio y las técnicas de muestreo y análisis de los datos que serán de utilización general (capítulo II) se realiza una descripción de la diversidad a distintas escalas de análisis (capítulo III) cuyos resultados serán utilizados en capítulos posteriores. La diversidad es el punto central sobre el que convergen todos los distintos aspectos que se tratan en la Tesis (Fig. I-1). El conocimiento de la diversidad en las zonas de frontera se abarca principalmente desde dos perspectivas:

1) Se analizan las relaciones “entre” fronteras o entre los sectores de monte y pastizal que dan lugar a la formación de estas. Los capítulos IV y V analizan un amplio conjunto de parámetros bióticos y abióticos que pueden estar relacionados con los valores de diversidad obtenidos. En el capítulo IV se aborda aspectos como la influencia climática, la presencia de herbívoros, las características edáficas, y la biomasa acumulada. El capítulo V se centra en el análisis de la composición florística y la estructura que esta determina. Se analiza su relación con la diversidad y el papel de las diferencias tanto florísticas como termodinámicas (biomasa) entre las unidades en contacto. La escala de análisis utilizada fundamentalmente, considera las fronteras formadas por dos grandes unidades (monte y pastizal).

2) Se estudian las fronteras “por dentro”. En el capítulo VI se analizan la composición florística, biomasa y diversidad a una escala de mucho detalle que considera la variación interna a lo largo de las fronteras. Se consideran los perfiles de variación de estos parámetros a lo largo de las fronteras, las relaciones existentes entre ellos y con un conjunto de variables ambientales.

Los análisis realizados “entre” o “dentro” de las fronteras permiten visiones parciales sobre los distintos factores que regulan la diversidad en estas zonas al evaluar el efecto que cada uno de ellos tiene aisladamente sobre la diversidad. Sin embargo la realidad es que la regulación de la diversidad no es consecuencia del efecto individual de cada uno de estos factores sino del complejo entramado de

relaciones existente entre ellos. Surge así la necesidad de analizar conjuntamente todos estos parámetros. El capítulo VII pretende esta integración tanto “entre” como “dentro” de las zonas de frontera. Dicha síntesis incluye un modelo predictivo de la diversidad en las zonas de frontera y la identificación de los principales modelos o tipos existentes. Se incluye además en este capítulo una síntesis de aquellos aspectos de mayor relevancia que surgen como resultados de los distintos análisis y algunas consideraciones generales sobre la importancia de estas fronteras en el territorio y la necesidad de nuevos estudios en esta línea.

Cada uno de estos capítulos incluye una pequeña introducción en la que se detallan más rigurosamente los objetivos a desarrollar y un apartado sobre los datos utilizados y la metodología empleada para su análisis siempre que esta no sea de utilización general y por lo tanto no aparezca reflejada en el capítulo II.

Fronteras ecológicas en ambiente mediterráneo

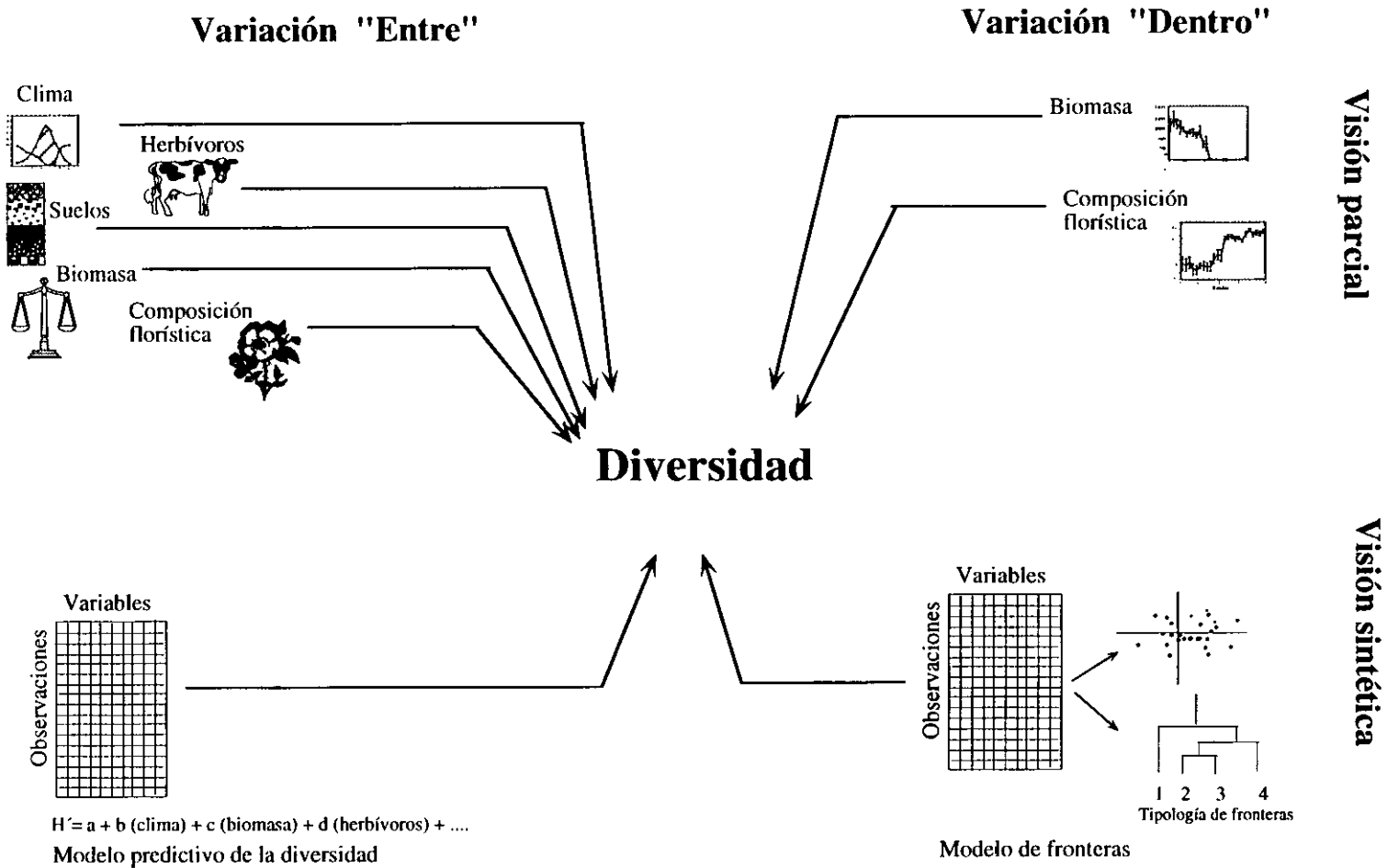


Fig. I-1. Esquema general de la estructura de la tesis

II. Material y métodos

1. Area de estudio

El estudio se ha realizado dentro de una banda de unos 370 km. de largo y unos 80 Km. de ancho paralela a la vertiente sur de la Cordillera Central, desde la Sierra de Guadarrama hasta la Sierra la Estrela (Portugal, Fig. II-1). En conjunto mantiene una dirección predominante ENE-WSW. Si bien este área no es en sí mismo el objeto de esta investigación, se ha elegido por proporcionar un gradiente mesoclimático (atlanticidad/continentalidad) adecuado para los objetivos propuestos en el presente trabajo.

La delimitación concreta del área de estudio se ha realizado tratando de controlar el mayor número posible de variables ambientales, excepto el gradiente mesoclimático general E-W. Así, se han considerado criterios litológicos (rocas de carácter ácido), geológicos (el límite sur lo marca el río Tajo, por lo que sólo se han considerado materiales de o procedentes del Sistema Central) y de vegetación potencial.

Se ha considerado únicamente el piso de la encina (*Quercus ilex* subsp. *ballota* Desf. Samp.) en altitudes comprendidas entre los 250 y los 1200 m. Esta franja comprende parte de las provincias de Guadalajara, Madrid, Avila, Toledo, Cáceres y Beira Baxa. Incluido dentro de la región mediterránea, el área comprende parte de dos provincias corológicas: Carpetano-ibérico-leonesa (sectores Guadarrámico, Bejarano-Gredense y Estrellense) y Luso-extremadurens (sector Toledano-Tagano, Rivas Martínez 1987a, b).

Se pueden distinguir dos series de vegetación:

1) Serie mesomediterránea luso extremadurens silicícola de la encina (*Pyro bourgaeane-Querceto rotundifoliae sigmetum*). Se corresponde en sus etapas maduras con un bosque esclerófilo denso de encinas con sotobosque arbustivo en general no muy denso en el que con frecuencia aparece el piruétano (*Pyrus bourgeana*). El termoclima oscila entre 12 y 17 °C y el ombroclima, aunque es

fundamentalmente seco (precipitación de 350 a 600 mm), puede llegar a ser subhúmedo (precipitación de 600 a 1000 mm). El uso más generalizado en estas zonas de suelo, en general muy pobre, es el ganadero, lo que ha determinado su adehesamiento. El uso del ganado, lanar fundamentalmente, ha favorecido el predominio de especies herbáceas como *Poa bulbosa*, *Trifolium glomeratum*, *Trifolium subterraneum*, *Bellis annua*, *Bellis perennis*, *Erodium botrix*, etc., dando lugar a majadales, de gran valor pastoral. La erosión que en muchos casos sufren estas zonas, lleva asociada una importante disminución en la fertilidad de los suelos, y la consiguiente extensión de jarales de gran pobreza florística, donde en ocasiones acompañan a la jara (*Cistus ladanifer*) taxones como *Genista hirsuta*, *Lavandula stoechas* subsp. *sampaiana*, *Halimium viscosum*, etc. Un rasgo importante de esta serie es la presencia de *Retama sphaerocarpa* en zonas de suelos profundos, mejor conservados.

2) Serie supra-mesomediterránea guadarrámica, ibérico-soriana, celtibérico alcarreña y leonesa silicícola de la encina (*Junipero oxycedri-Querceto rotundifoliae sigmetum*). Se corresponde con un termoclima que oscila entre 9 y 13 °C y un ombroclima que puede ser seco (precipitación de 350 a 600 mm) o subhúmedo (precipitación de 600 a 1000 mm) (Rivas Martínez *et al.* 1987). En su estado maduro se manifiesta como un bosque denso de encinas con enebros (*Juniperus oxicedrus*) y quejigos (*Quercus faginea*), y en algunas ocasiones con alcornoques (*Quercus suber*) o robles melojos (*Quercus pyrenaica*). Son frecuentes formaciones como piornales de *Genista cinerea*, *Genista florida*, *Cytisus scoparius*, retamares de *Retama sphaerocarpa* y jarales de *Cistus ladanifer* o *Cistus laurifolius* acompañados por *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*. Aparecen también en ocasiones berceales de *Stipa gigantea* con *Agrostis castellana* y *Poa bulbosa*.

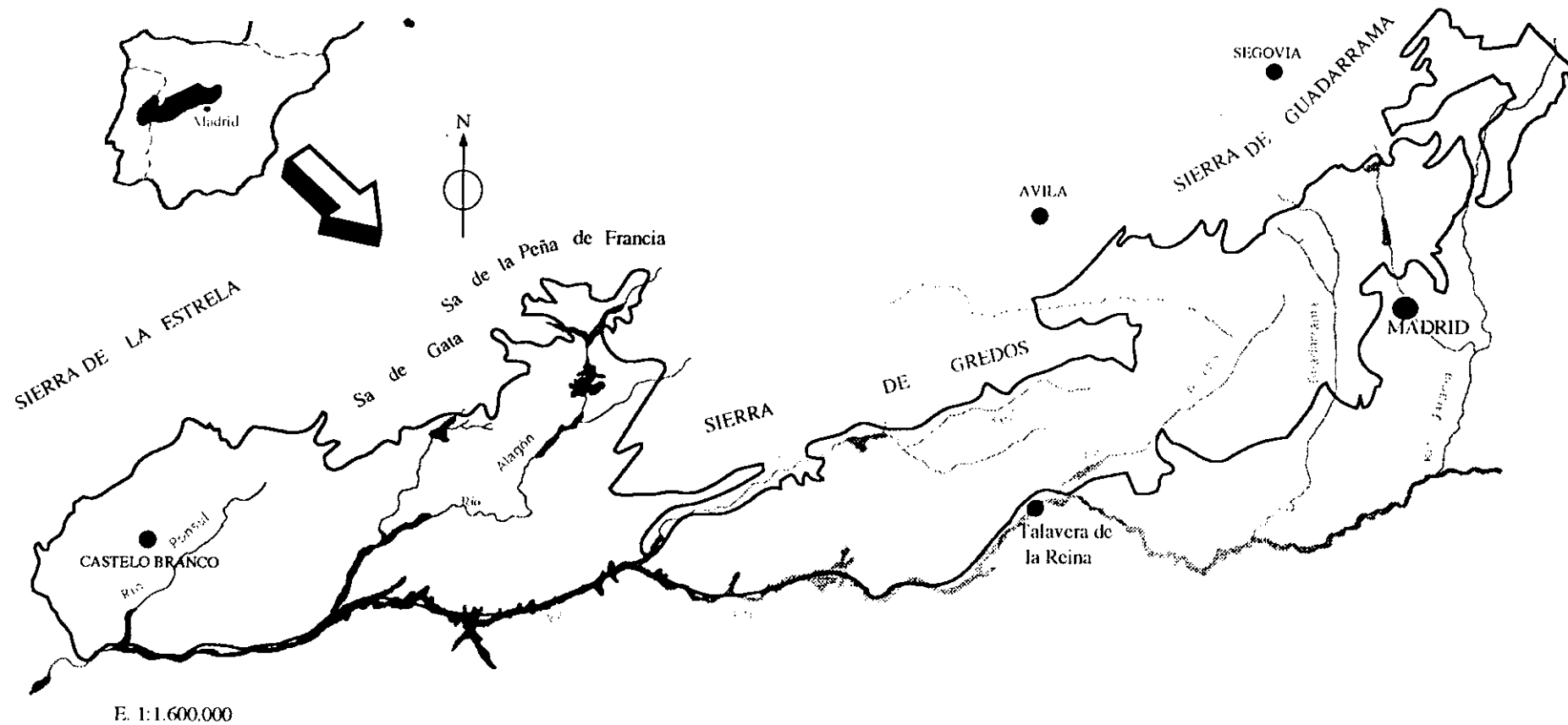


Fig. II-1. Mapa del área de estudio

El área de estudio incluye tres unidades geográficas bien diferenciadas: laderas serranas, depresión del Tajo y la rampa que conecta ambas. Las laderas serranas corresponden a estribaciones del denominado Sistema o Cordillera Central, *alineación montañosa de estructura rígida y naturaleza cristalina que divide la meseta en dos*. Dentro de dicho sistema el área delimitada incluye laderas de orientación sur de las sierras de Guadarrama, Gredos y parte de las Sierras de Bejar, Peña de Francia y Estrela. Se trata de un conjunto de alineaciones montañosas con un marcado relieve que pierden altitud a occidente de la sierra de Bejar a causa de la profunda depresión del río Alberche. Su estructura y orientación quedaron condicionadas por la orogenia hercínica que afectó a la zona central ibérica, y posteriormente por la orogenia alpina que dio lugar a su configuración actual. Los relieves suaves del cuaternario fueron reavivados por una importante actividad glaciaria en las zonas de cumbres. Litológicamente se corresponde con materiales muy antiguos del paleozoico, predominando las formaciones ígneas, en particular el granito, y metamórficas (neis, cuarcitas, pizarras metamórficas). Los materiales sedimentarios (grauwacas, areniscas) suelen estar peor representados.

La depresión o fosa del Tajo que forma la parte meridional del área de estudio comprende la cuenca sedimentaria de arcosas, calizas, margas, yesos y otros materiales terciarios y postterciarios de la margen derecha del río Tajo. Su relieve, que no ha sufrido empujes importantes, es el resultado de la distinta dureza, cohesión y solubilidad de los materiales que la componen y del efecto del establecimiento de la red fluvial del río Tajo. En general representa un paisaje de contornos suaves, con lomas redondeadas y pendientes no muy pronunciadas.

Por último, la rampa que sirve de conexión entre ambos sistemas está constituida por los materiales resultantes de la erosión del macizo cristalino. Presenta, de norte a sur un gradiente decreciente en cuanto al tamaño de sus elementos, localizándose en las zonas más próximas a la sierra los de mayor tamaño. En general, la rampa tiene una mayor elevación hacia el extremo nororiental, descendiendo las altitudes hacia el extremo suroriental

El área está surcada por numerosos ríos que, naciendo en las cumbres serranas, atraviesan la rampa y van a verter sus aguas al Tajo. Destacan los ríos Jarama, Guadarrama, Albereche, Tietar, Alagón y Ponsul. (ver Fig. II.1)

Todo el territorio considerado se encuadra dentro del clima mediterráneo, caracterizado por la alternancia de un verano seco y caluroso y un invierno frío y húmedo. Desde el otoño a la primavera las precipitaciones suelen superar los 400 mm de media, mientras que en verano no son raros los meses con precipitaciones medias de cero. En cuanto a las temperaturas, los máximos se obtienen siempre en verano. Esto indica un desfase en los máximos de precipitación y temperatura, de manera que coinciden la época de menores precipitaciones con la de temperaturas máximas y por consiguiente máxima evapotranspiración. Estas condiciones extremas repercuten claramente sobre la vegetación haciendo que muchas especies reduzcan su ciclo anual, permaneciendo en forma de semilla durante el periodo de mayor déficit hídrico.

Dentro de este ambiente global, la altitud marca importantes variaciones. Así, se pueden distinguir una zona con clima mediterráneo continental (de 900 a 1.200 m) de otra banda (hasta los 800-900 m de altitud) de carácter más templado que incluiría el resto del área. Según (Allue 1990) se distinguen dentro del área cuatro subtipos fitoclimáticos (Fig. II-2):

- Mediterráneo genuino, con una precipitación anual superior a 500 mm
- Mediterráneo genuino, con una precipitación anual comprendida entre 400 y 500 mm
- Nemoromediterráneo genuino con una precipitación anual superior a 725 mm
- Nemoromediterráneo genuino con una precipitación anual inferior a 725 mm

La precipitación media anual disminuye como consecuencia de dos gradientes, uno norte-sur y otro este-oeste. El gradiente norte-sur se relaciona fundamentalmente con la variación altitudinal, de forma que las localidades más

meridionales, por lo general de menor altitud, tienen precipitaciones inferiores a las más septentrionales. El segundo gradiente se relaciona con la continentalidad-atlanticidad que se observa en el Sistema Central, con el consiguiente aumento hacia el oeste de la precipitación media, considerando localidades situadas a igual altitud.

La temperatura media anual desciende claramente con la altitud dentro del territorio, alcanzándose un valor máximo de aproximadamente 18°C a 300 m y un valor mínimo en torno a 9°C a 1.100 m sobre el nivel del mar.

Según el modelo bioclimático propuesto por Rivas Martínez (1987a), la mayoría del área de estudio se encuentra dentro del piso mesomediterráneo con un termoclima entre 13 y 17°C. Presenta un invierno acusado con una temperatura media de las mínimas del mes más frío inferior a 4°C, con heladas que pueden aparecer durante 5 ó 6 meses al año. Las zonas supramediterráneas que aparecen en el extremo nororiental del área de estudio tienen una temperatura media anual más baja (8 a 13°C), con inviernos algo más rigurosos (media de las mínimas del mes más frío de -4 a -1°C; media de las máximas del mes más frío de 2 a 9°C).

- ☐ Nemoromediterráneo genuino $P < 725$ mm
- ☒ Nemoromediterráneo genuino $P > 725$ mm
- ☐ Mediterráneo genuino $P > 500$ mm
- ☐ Mediterráneo genuino $400 < P < 500$ mm

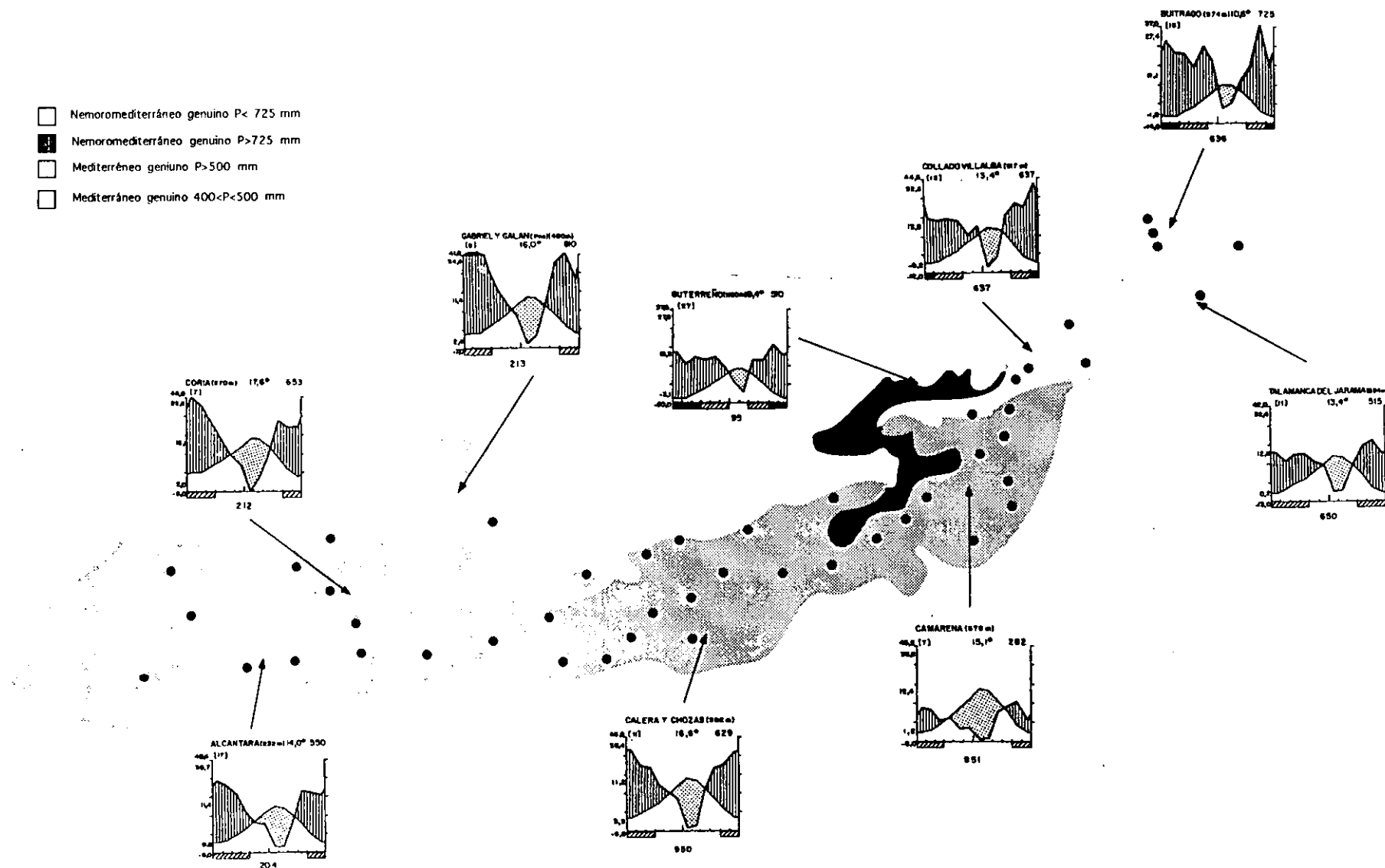


Fig. II-2- Regiones fitoclimáticas del área de estudio, según Allue (1990). Se incluyen algunos diagramas climáticos de la zona.

2. Selección de las localidades

Dentro del territorio considerado se han seleccionado un conjunto amplio de localidades de muestreo. Cada una de ellas se corresponde con una situación de contacto entre matorral esclerófilo mediterráneo y pastizal. Los pastizales seleccionados pueden considerarse como seminaturales, es decir, con una composición florística resultante del uso ganadero tradicional del territorio. Ninguno presenta señales de siembra, abonado, abandono o riego.

Para la identificación de estas localidades, se realizó una prospección previa (mediante fotografías aéreas y cartografía temática), lo que permitió acotar zonas o sectores del territorio de posible contacto entre estos dos tipos de formaciones vegetales. Esta prospección se realizó utilizando los mapas de cultivos y aprovechamiento escala 1:200.000 de las provincias de Madrid, Avila, Toledo y Cáceres (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación 1986). Una vez establecidas las áreas de búsqueda, la delimitación concreta de las localidades se realizó mediante recorridos extensivos de campo. De todas las localidades que cumplían los requerimientos, se seleccionaron un total de 53, procurando obtener una distribución lo más homogénea posible dentro del área de estudio (Fig. II-3). En todos los casos, los sectores de monte o pasto tienen una longitud, medida perpendicularmente a la zona de contacto, superior a 50 m. En la tabla II-1 se muestra una descripción geográfica de cada una de ellas.

De las 53 localidades seleccionadas tres no han sido consideradas en el estudio, incluso después de haber realizado en ellas parte del muestreo. En un caso (localidad nº 1) el excesivo celo de los dueños de la finca impidió la finalización de los muestreos; en el segundo caso (localidad nº 40), la zona de pasto fue roturada antes de haber realizado el muestreo completo. La tercera de ellas, localidad nº 10, fue eliminada ya que un análisis detallado de la misma mostró unas características edáficas muy diferentes al resto ($\text{pH}=7,2$, concentración de Ca en torno a los 10,5 meq/100g, porcentaje de calcio activo CO_3^{2-} de 1,8), no cumpliendo pues una de las premisas impuestas al área de estudio (territorio de carácter ácido). Se considera por tanto esta localidad como algo excepcional que justifica su exclusión de los análisis. Todo ello ha reducido el número de localidades a 50. No obstante, por

cuestión de operatividad, en los apartados siguientes se mantiene la numeración recogida en la tabla II-1, teniendo en cuenta las discontinuidades que supone la eliminación de estas tres localidades.

Aunque expresamente no se ha buscado así, todas las localidades presentan una distribución espacial selectiva de la vegetación en la ladera, de forma que el matorral ocupa siempre la zona superior, de mayor pendiente, y el pastizal la inferior, generalmente más llana. Esto refleja claramente las prácticas tradicionales de uso del territorio favoreciendo el desarrollo de pastizales en las zonas bajas de laderas para el consumo de herbívoros domésticos (Ruiz y Bernáldez 1983). Las zonas bajas resultan más aptas para este uso al permitir el mantenimiento de un sistema de alta tasa de renovación asociado a un mayor acumulo de agua, nutrientes y componentes finos del sustrato. Por el contrario, las zonas altas se caracterizan por una continua ruptura del equilibrio bio-geo-edáfico -rextasia- (Bernáldez y Pineda 1980) lo que asociado a la escasez de agua y nutrientes, favorece el desarrollo de sistemas de baja tasa de renovación.

Para cada una de estas localidades se elaboró una ficha (ver Fig. II-4) con información referente a la localización de la frontera, el uso (información obtenida en base a entrevistas con los ganaderos de la zona), y a las características generales del ambiente en el que se sitúa la frontera.

Tabla II-1. Localidades consideradas en el estudio. Descripción geográfica, litológica (IGME 1972) y climatológica (Allue 1990). Alt.: altitud en m; Lat.: latitud en grados; Long.: longitud en grados; M.: mediterráneo; Nm.: nemoromediterráneo.

Nº	Municipio	Provin.	Alt.	Lat.	Long.	Litología	Tipo climático
1	Villanueva de la Cañada	Madrid	650	40,4389	3,9694	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
2	Navalagamella	Madrid	720	40,4583	4,1167	Granitos	M. genuino. P>500
3	Colmenarejo	Madrid	840	40,5528	4,0239	Granitos	Nm. genuino. P<725
4	Chapinería	Madrid	680	40,3694	4,2356	Granitos	M. genuino. P>500
5	Valdenuño Fernández	Guadalajara	860	40,7725	3,3761	Rañas y arenas	M. genuino 400<P<500
6	Puebla de Beleña	Guadalajara	950	40,8919	3,2469	Arenas, arcillas conglomerados	Nm. genuino. P<725
7	Berrueto	Madrid	940	40,8942	3,5653	Granitos	Nm. genuino. P<725
8	Manjirón	Madrid	990	40,8956	3,5786	Gneises	Nm. genuino. P<725
9	Navas de Buitrago	Madrid	960	40,9419	3,5781	Gneises	Nm. genuino. P<725
10	Batres	Madrid	580	40,2264	3,9347	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino 400<P<500
11	Robledo de Chavela	Madrid	920	40,4458	4,25	Granitos	Nm. genuino. P<725
12	Hoyo de Manzanares	Madrid	940	40,6181	3,8739	Granitos	Nm. genuino. P<725
13	Casavieja	Avila	440	40,2583	4,7992	Arcillas rojas	M. genuino. P>500
14	Navamorcuende	Toledo	700	40,1361	4,7875	Esquistos cristalinos	Nm. genuino. P>725
15	Ramacañas	Avila	440	40,1667	5,0492	Granitos	Nm. genuino. P>725
16	Méntrida	Toledo	520	40,2806	4,175	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P500
17	Valmojado	Toledo	600	40,225	4,1556	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
18	Aldeanueva de Escalona	Toledo	626	40,2028	4,475	Granitos	M. genuino. P>500
19	Santa cruz de Retamar	Toledo	540	40,1472	4,25	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
20	Nombela	Toledo	605	40,1722	4,4811	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
21	Valdemaqueda	Madrid	860	40,5083	4,0353	Granitos	Nm. genuino. P>725
22	Navalcán	Toledo	401	40,0333	5,1508	Granitos	M. genuino. p>500
23	El Escorial	Madrid	880	40,5583	4,0989	Granitos	Nm. genuino. P<725
24	San Bartolomé de Pinares	Avila	1160	40,5444	4,4764	Granitos	Nm. genuino. P>725
25	Villanueva de la Vera	Avila	340	40,1239	5,3106	Granitos	M. genuino. P>500
26	Valverde de la vera	Caceres	290	40,0856	5,4672	Granitos	M. genuino. P>500
27	Segurilla	Toledo	430	40,0506	4,9097	Arenas	M. genuino. P>500
28	Chapinería	Madrid	620	40,3931	4,1819	Granitos	M. genuino. P>500
29	Pepino	Toledo	470	40,0181	4,8111	Esquistos cristalinos	M. genuino. P>500
30	Nuño Gómez	Toledo	520	40,1278	4,6108	Arcillas rojas	M. genuino. P>500
31	Ventas de San Julian	Toledo	300	39,9806	5,2956	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
32	Almaraz	Cáceres	400	39,7892	5,5961	Filadíos y cuarcitas	M. genuino. P>500
33	Navalmoral	Cáceres	430	39,8708	5,5458	Granitos	M. genuino. P>500
34	Torviscoso	Cáceres	290	39,9139	5,4222	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
35	Calzada de Oropesa	Toledo	360	39,8889	5,3167	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
36	Manzanares el Real	Madrid	920	40,7067	3,9028	Granitos	Nm. genuino. P<725
37	Medellim	Beira Baxa	400	40,0389	7,175	Granitos	Nm. genuino. P>725

38	Idanha Vella	Beira Baxa	360	39,9722	7,15	Pizarras	M. genuino. P>500
39	Monforte de Beira	Beira Baxa	320	39,7389	7,3389	Pizarras	M. genuino P>500
40	Castelo Branco	Beira Baxa	380	39,85	7,45	Granitos	Nm. genuino. P> 725
41	Portezuelo	Cáceres	380	39,825	6,4867	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino P>500
42	Torrejoncillo	Cáceres	280	39,9514	6,5183	Pizarras y grauwacas	M. genuino. P>500
43	Majadas	Cáceres	260	39,915	5,8336	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
44	Serrejón	Cáceres	340	39,81	5,7894	Filadíos y cuarcitas	M. genuino. P>500
45	Vega de Mesillas	Cáceres	380	40,0372	5,6475	Granitos	M. genuino P>500
46	Vilareal de San Carlos	Cáceres	290	39,8411	5,9717	Pizarras y ampetitas	M. genuino. P>500
47	Piedras Albas	Cáceres	360	39,8078	6,5789	Granitos	M. genuino. P>500
48	Ceclavín	Cáceres	343	39,8181	6,7311	Pizarras y grauwacas	M. genuino. P>500
49	Mirabel	Cáceres	525	39,8522	6,2153	Arenas, arcillas conglomerados	M. genuino. P>500
50	Casas del Monte	Cáceres	435	40,2078	5,9878	Arenas, arcillas conglomerados	Nm. genuino. P> 725
51	Huélaga	Cáceres	285	40,0311	6,6061	Pizarras y grauwacas	M. genuino. P>500
52	Moraleja	Cáceres	285	40,0769	6,7036	Pizarras y grauwacas	M. genuino. P>500
53	Borbollón	Cáceres	343	40,1514	6,5686	Pizarras y grauwacas	M. genuino. P>500

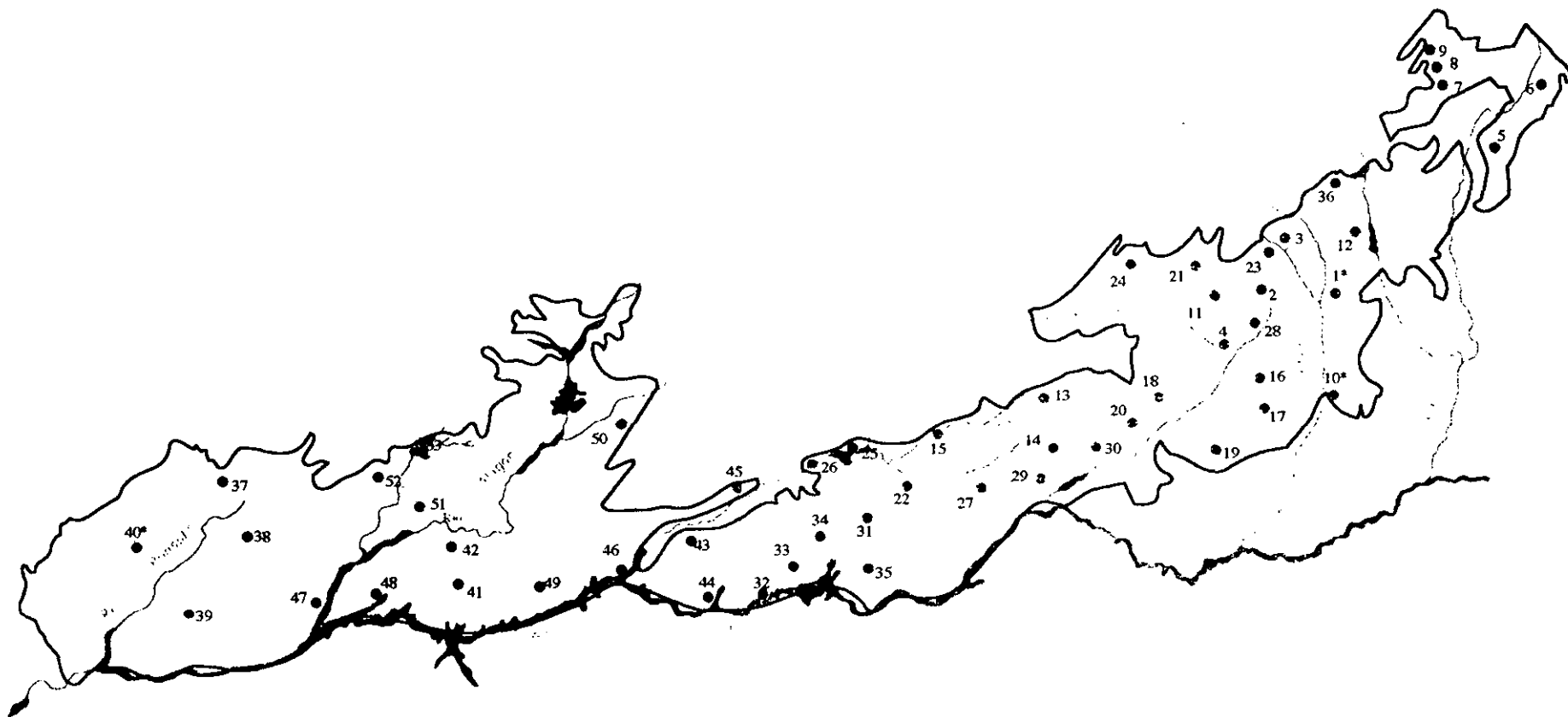


Fig. II-3. Localización geográfica de las 53 localidades seleccionadas. Las marcadas con un asterisco (nº 1, 10, 40) no han sido consideradas en los análisis sucesivos.

Frontera n° : 16 Localidad: Méntrida
 Altitud: 520 m Latitud:40°16'50'' Longitud:4°10'30'
 Ladera: Plana ☐ Pendiente ☒ 10 %
 Ambiente: Escarpado ☐ Ondulado ☒ X
 Orientación: 245 °
 Longitud total de la ladera: 110 m
 Frontera nítida ☒ Difusa ☐

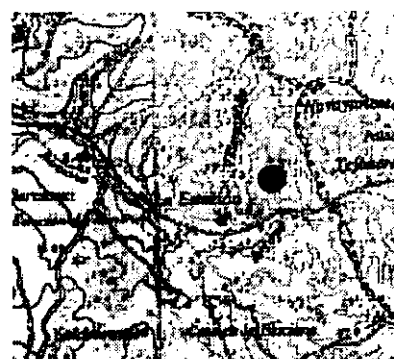


Especies leñosas dominantes en el sector de monte:
Cistus ladanifer, *Lavandula pedunculata*,
Genista hirsuta

Geomorfología del marco geográfico general:

Ladera en un valle con cauce de agua de tipo:

Arroyo ☒ Afluente ☐ Intermittente ☐ Río Tajo ☐ Ninguno ☐
 Ladera en valle: Amplio ☐ Pequeño ☒ Vaguada ☐
 Afloramientos rocosos: 1-5% ☐ 5-10% ☒ 10-25% ☐
 25-50% ☐ >50% ☐ No ☐



Mapa n°: 581

Formación vegetal circundante

	Area de monte	Area de pastizal
Arbolado predominante	Encinas	
Suelo descubierto	15 %	5 %
Guijarros y piedras	10-15 %	10-15 %
Cobertura arbórea	20-25 %	1-5 %
Altura de los árboles	4-6 m	4-6 m
Cobertura arbustiva	30-40 %	0-1 %
Altura del matorral	0,50 m	0,30 m
Cobertura herbácea	50 %	75 %
Altura de la hierba	5 cm	5 cm

Pendiente (°)
 Parcela 1= 10
 Parcela 2= 11
 Parcela 3= 4
 Parcela 4= 15
 Parcela 5= 12
 Parcela 6= 6
 Parcela 7= 4
 Parcela 8= 6

Tipo e intensidad de manejo de la finca en la que se encuentra la ladera

Tipo de gestión: Pastoral ☒ Selvicola ☐ Otros ☐

Tipo y densidad de ganado: Finca cinegética, aprovechada para uso de ganado ovino. Actualmente usan la finca unas 1000 ovejas. No hay uso de tipo vacuno. Según el pastor el terreno fué cultivado antiguamente.

Señales de roturación: Si ☐ No ☒

Observaciones: Guardia de la finca Sr. Macario Cabrera.

Fig. II-4. Ejemplo del modelo de fichas realizadas para cada localidad.

3.1 Vegetación

Dentro de cada una de las localidades se seleccionó un transecto de muestreo de 80 x 10 m dispuesto perpendicular a la frontera (Fig. II-5) de tal forma que quedaran diferenciados dos sectores, monte y pastizal, correspondiendo a cada uno de ellos la mitad del transecto (40 m). El uso de transectos que recogen la variabilidad del ambiente ha sido tradicionalmente utilizado en estudios de ecología terrestre (Whittaker 1970), sobre todo cuando se consideran gradientes ambientales como los geomorfológicos. También se han empleado específicamente en estudios de fronteras (Whittaker 1956; Johnson *et al.* 1992 entre otros). En algunos casos la separación monte-pastizal estaba claramente marcada por la desaparición brusca de la vegetación leñosa con lo que la identificación de la línea de frontera resultó fácil; en otros casos sin embargo los cambios se producían de forma más gradual, trazándose en estos casos el límite por una zona intermedia. En ambos casos la línea de frontera se basó exclusivamente en criterios fisionómicos (Fig. II-6).

Los 40 m de cada sector fueron subdivididos en cuatro parcelas de 10 x 10 m y cada una de ellas en tres bandas de 1 x 10 m. La distribución de estas bandas se hizo de forma regular de manera que todas fueron equidistantes entre sí (ver Fig. II-5). En resumen, la estrategia de muestreo comprende un total de 2 sectores, 8 parcelas y 24 bandas. Este sistema jerárquico resulta muy adecuado en los estudios de fronteras (Forman y Godron 1986) ya que permite realizar estudios a diferentes escalas de detalle según se considere como unidad de análisis el sector, la parcela o la banda.

Siguiendo este esquema general de distribución de muestras se realizaron dos tipos de muestreos, cada uno de ellos con unas características propias en cuanto a las variables utilizadas y la forma de cuantificarlas. En el primer tipo, realizado en

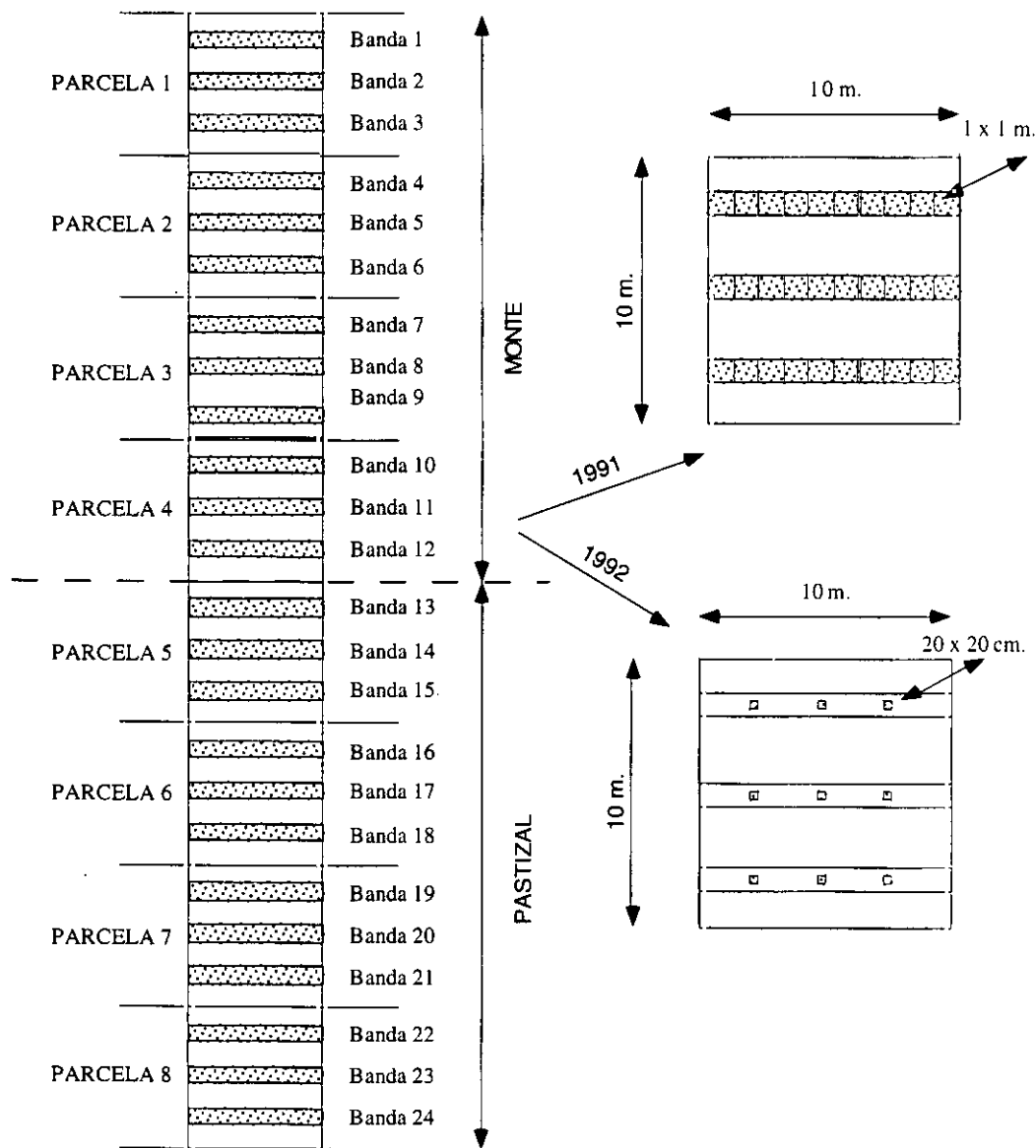


Fig. II-5. Esquema general del los muestreos realizados.

1991, se utilizaron como unidades elementales de muestreo cuadrículas de 1 x 1 m, considerando únicamente las especies leñosas. En 1992 se realizó un segundo muestreo para todas las especies vegetales en cuadrados de 20 x 20 cm.

En el muestreo de leñosas se colocaron 10 cuadrículas consecutivas de 1 x 1 m en cada una de las bandas. Se consideraron así un total de 240 m² por localidad (ver Fig. II-5). En cada uno de estos cuadrados se anotó la cobertura en tanto por ciento y la altura media de todas las especies leñosas presentes.

Para el muestreo de 1992 se dispusieron de forma regular y equidistante tres cuadrados de 20x20 cm en cada banda. Se muestrearon así un total de 72 cuadrados (36 en cada sector) por localidad. En cada uno de ellos se anotaron las presencias de todas las especies vegetales, tanto leñosas como herbáceas, cuya proyección de la parte aérea sobre el suelo contactara con el cuadrado de muestreo. Se anotó además en cada cuadrado la cobertura total en tanto por ciento de la vegetación herbácea, leñosa, hojarasca, líquenes, musgos y suelo descubierto.

En áreas próximas a las localidades de muestreo se dispusieron al azar un número variable (de 4 a 12) de parcelas de 1x1 m en las que se anotó, para cada especie leñosa, la cobertura (m²) y altura máxima (m). Posteriormente se cortaron a ras del suelo. Estas muestras fueron trasladadas al laboratorio, troceadas y secadas en estufa a 80°C hasta peso constante. Únicamente se han cortado ejemplares en zonas en las que se consideraba que su eliminación no podía suponer un impacto grave para la comunidad. Se ha procurado siempre seleccionar individuos de distintas edades. Por motivos obvios fueron eliminadas de este muestreo las especies arbóreas.

El hecho de haber realizado dos muestreos distintos responde al diferente tipo de información que de cada uno de ellos puede ser extraído. Los datos del muestreo global, utilizando unidades de 20x20 cm, se utilizan para los distintos análisis florísticos y de diversidad. En el caso del muestreo de las especies leñosas, el objetivo principal es el cálculo de la biomasa acumulada en el monte, evaluada a través de parámetros morfométricos (cobertura, altura y biovolumen).



Fig. II-6. Ejemplo de algunas localidades estudiadas. En la parte superior aparece la estación de Valdemaqueda (localidad n° 21) y en la inferior la de Santa Cruz del Retamar (localidad n° 19).

3.2. Suelos

En cada uno de los 100 sectores considerados en el área de estudio (50 de monte y 50 de pastizal) se tomó una muestra de suelo resultante de la mezcla y homogeneización de 4 submuestras de aproximadamente 250 g distribuidas de forma regular dentro del sector. Las submuestras fueron tomadas eliminando la capa de hojarasca y vegetación y recogiendo el suelo hasta una profundidad de unos 20 cm. Las muestras resultantes de 1 kg. fueron secadas al aire y tamizadas con cribas de 2 cm y 2 mm de luz de malla. Se separaron así tres fracciones: piedras o guijarros (más de 2 cm de diámetro), gravas (de 2 cm a 2 mm) y tierra fina (menos de 2 mm). La fracción de tierras finas fue utilizada para analizar diferentes propiedades físicas y químicas de las muestras. Los análisis fueron realizados por el servicio de edafología del CSIC de Madrid (Centro de estudios medioambientales). Se realizaron los siguientes análisis:

Granulometría.

Se determinó mediante el método de Bouyoucos (Bouyoucos 1935; García Lozano y Bernáldez 1963) el porcentaje de arenas (partículas de 2 a 0,05 mm de diámetro), limos (partículas de 0,05 a 0,002 mm de diámetro) y arcillas (partículas de menos de 0,002 mm de diámetro) necesarios para conocer la textura o composición granulométrica de los suelos. La clasificación textural de los suelos se ha realizado según el sistema del Departamento de Agricultura de los EE.UU. (Soil Survey staff 1964).

Capacidad de campo e índice de marchitez.

Han sido calculados midiendo en desecación el contenido de agua de una muestra de suelo sometida a 1/3 y 15 bares de presión respectivamente, mediante la técnica de la placa de extracción de Richard (Richards y Moore 1952). Los resultados se expresan en porcentaje en peso de agua referido a suelo seco.

Elementos principales: Fósforo, Potasio y Nitrógeno.

El fósforo y potasio fueron extraídos con acetato amónico y evaluados mediante fotometría de llama (Pratt 1965). Los valores totales se expresan en mg/Kg de suelo, y los asimilables en miliequivalentes/100 g.

Para la determinación del nitrógeno se utilizó una variante de la técnica Kjeldahl (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación 1993). La muestra fue digerida con ácido sulfúrico y sustancias que faciliten la transformación del nitrógeno en ion amonio, seguido de su destilación en medio alcalino y posterior valoración. Con este método es posible determinar el nitrógeno orgánico y el de la fracción mineral del suelo que está en forma de ion amonio pero no el que se encuentra como nitrato o nitrito. Estos iones representan una fracción muy pequeña del nitrógeno total, por lo que el error al no ser considerados es muy pequeño. El resultado se expresa en porcentaje sobre el peso.

Elementos secundarios: Calcio y Magnesio.

Se ha determinado el contenido en calcio utilizando la técnica de fotometría de llama tras su ataque con acetato amónico (Ca extraíble) o digestión ácida (Ca total). Este método se basa en la excitación del Calcio de soluciones pulverizadas sobre una llama y la medición de la radiación emitida utilizando litio como patrón interno. El calcio total se expresa en mg/ Kg de suelo y el de cambio en miliequivalentes/100 g.

En el caso del magnesio se realizó el ataque con acetato amónico (Mg extraíble) o digestión ácida (Mg total) realizándose su determinación por espectrofotometría de absorción atómica. Los resultados se expresan en mg/ Kg de suelo para el magnesio total y en miliequivalentes/100 g para el extraíble.

Oligoelementos esenciales: Hierro, Manganeso, Cobre y Zinc.

Estos elementos fueron atacados con ácido nítrico perclórico, para la obtención del valor total, y con ácido acético, EDTA y acetato amónico para el caso de los valores extraíbles (Douchafour 1975). La determinación se realizó por

espectrofotometría de absorción atómica. Los valores totales se expresan en mg/Kg de suelo y los extraíbles en mg/100 g.

Oligoelementos no esenciales: Sodio y Aluminio.

Se ha determinado el contenido en sodio utilizando la técnica de fotometría de llama, previo ataque con acetato amónico (Na extraíble) o digestión ácida (Na total) El sodio total se expresa en mg/ Kg de suelo y el de cambio en miliequivalentes/100 g.

Para la cuantificación del aluminio total se realizó un ataque con ácido nítrico perclórico y posterior determinación mediante espectrofotometría de absorción atómica (Douchafour 1975). El resultado se expresa en mg/Kg de suelo. Para determinar el aluminio extraíble se realizó el ataque con acético, EDTA y acetato amónico y posterior determinación con espectrofotometría de absorción atómica. Los resultados se expresan en mg/100g.

Capacidad de cambio cationico

Se determinó con el método Mehlich (1948). Los resultados se expresan en miliequivalentes/100g.

Cationes de cambio

Se calcula como la suma de calcio, magnesio, sodio y potasio extraíbles medidos en miliequivalentes/100g de suelo

Materia orgánica

Se determinó por el método de oxidación con permanganato en frío. El resultado se expresa en porcentaje sobre el peso del suelo.

pH

Se midió mediante potenciometría en "pasta saturada" (Hernando y Sánchez Conde 1954). El método consiste en medir el potencial eléctrico que se

crea en la membrana de vidrio de un electrodo. Este potencial es función de la actividad de los hidrogeniones a ambos lados de la membrana.

Conductividad.

Se midió mediante conductometría en "pasta saturada" (Hernando y Sánchez Conde 1954).

3.3. Estima de la presencia de herbívoros

Con objeto de estimar la presión de herbívoros en cada una de las localidades se recogieron los excrementos en un área de 1 m² en cada una de las 24 bandas en las que se divide cada localidad. Los excrementos fueron divididos en cuatro categorías: lagomorfos, ovinos, bovinos y otros. Se dispone de datos de peso fresco y peso seco (tras secado en estufa a 70°C hasta peso constante) de cada una de estas fracciones. Para los análisis realizados únicamente han sido considerados los valores de peso seco.

3.4. Clima

Se ha tratado de asignar a cada localidad de muestreo una estación térmica y otra pluviométrica. Para ello se ha realizado un inventario de todas las estaciones meteorológicas, térmicas y pluviométricas, de la zona junto con el número de años de los cuales se dispone de datos. De todas las estaciones se han seleccionado aquellas que disponen de un mayor número de años registrados, que distan menos

de 10 Km. de la localidad de muestreo y que se encuentran en un rango altitudinal lo más próximo posible a una localidad dada de las consideradas en el estudio. Con estas limitaciones solo ha sido posible asignar estaciones pluviométricas y térmicas a 31 y 13 localidades respectivamente. De ellas únicamente 12 disponen simultáneamente de ambos datos (Tabla II-2) por lo que pueden ser analizadas climáticamente con precisión.

Tabla II-2. Lista de estaciones térmicas y pluviométricas seleccionadas dentro del área de estudio. Se indica la altitud de la estación y la de la localidad de muestreo a la que han sido asignados sus valores.

<i>Fron</i>	<i>Altitud (m)</i> <i>frontera</i>	<i>Estación</i> <i>Térmica</i>	<i>Altitud</i> <i>Estación</i> <i>térmica</i>	<i>Estación</i> <i>Pluviom.</i>	<i>Altitud</i> <i>Estación</i> <i>pluviom.</i>
5	600	117	540	174	800
8	990	112	960	110	974
12	940	270	917	190	1001
25	340	422	334	421	330
26	290	426	270	429	498
29	470	363	380	411	584
32	400	390	422	389	417
35	360	383	356	385	340
36	920	88	960	184	908
46	290	448	410	447	300
50	435	504	688	505	524
51	285	528	270	527	323
53	343	531	524	-	-
4	680	-	-	341	540
6	950	-	-	116	877
7	940	-	-	113	1028
11	920	-	-	335	903
13	440	-	-	395	542
14	700	-	-	401	769
16	520	-	-	342	523
18	626	-	-	351	537
20	605	-	-	355	488
21	860	-	-	335	903
24	1160	-	-	337	1287
27	430	-	-	413	558
30	520	-	-	360	677
31	300	-	-	432	425
41	380	-	-	474	358
42	280	-	-	526	263
43	260	-	-	438	528
48	343	-	-	541	322
49	525	-	-	523	268

Para cada una de estas estaciones se dispone de los valores medios mensuales, estacionales y anuales de las siguientes variables:

Temperatura media en °C

Número de días con temperatura mínima $\leq -5^{\circ}\text{C}$

Número de días con temperatura mínima $\leq 0^{\circ}\text{C}$

Número de días con temperatura mínima $\geq 20^{\circ}\text{C}$

Número de días con temperatura máxima $\geq 25^{\circ}\text{C}$

Número de días con temperatura mínima $\geq 30^{\circ}\text{C}$

Precipitación total en mm

Número de días de lluvia

Número de días con precipitación $\geq 1\text{ mm}$

Número de días con precipitación $\geq 10\text{ mm}$

Número de días con precipitación $\geq 30\text{ mm}$

4. Análisis de los datos

La estructura jerárquica de toma de datos permite analizar estos a diferentes escalas de detalle. Así, dependiendo de los objetivos concretos, se han realizado análisis utilizando el sector, la parcela, la banda o el cuadrado elemental de muestreo de 20x20 cm como unidad de referencia. A su vez, dentro de esta jerarquía se han utilizado dos estrategias diferentes. La primera considera el total de localidades en el conjunto del territorio y la segunda analiza individualmente cada localidad comparándolas posteriormente.

Los datos recogidos en los distintos muestreos han sido analizados tratando de cuantificar, tipificar o identificar patrones de variación que nos permitan una mejor y más fácil interpretación de estos. El elevado número de observaciones y variables de las que se dispone hacen de las técnicas multivariantes la herramienta más apropiada, cuyo uso ha producido resultados satisfactorios en numerosos estudios (García Novo 1968; Pineda *et al.* 1979; Ruiz 1980; Peco 1982). Si bien es cierto que el uso de estas técnicas implica una cierta pérdida de detalle, esta se compensa con la capacidad de poder realizar una síntesis y ejemplificación de los procesos fundamentales (Bernáldez *et al.* 1968; Ruiz 1980). Además de estas técnicas multivariantes, han sido empleadas numerosas herramientas estadísticas (regresión, correlación, ANOVA etc.)

Para todos estos análisis se ha utilizado los paquetes estadísticos PATN (Belbin 1987), Statview (Abacus 1992) y Systat (Wilkinson 1989).

A continuación se detallan las técnicas y descriptores utilizados de forma general en los diferentes capítulos de este trabajo. Los análisis más específicos, usados para responder a objetivos muy concretos, se describen en los capítulos correspondientes.

4.1. Diversidad de especies

El concepto de diversidad suele referirse a la relación entre el número de especies y la abundancia relativa de cada una de ellas en una comunidad biológica determinada. Lo más frecuente es considerar la diversidad de una determinada parte de la comunidad, calculando la diversidad de especies leñosas, de musgos o de aves por ejemplo, ya que

el cálculo de la diversidad total de una comunidad resulta prácticamente imposible. Esta diversidad se denomina diversidad alfa y representa el grado de organización de una comunidad determinada en un momento concreto.

En nuestro caso los cálculos de diversidad se refieren siempre a plantas si bien se han diferenciado en algunos casos los valores obtenidos al considerar únicamente las especies leñosas o bien las herbáceas. Cuando los cálculos estén referidos al conjunto de especies leñosas y herbáceas se hablará de diversidad total.

Dada la propia definición de diversidad antes mencionada, esta consta de dos componentes básicos. El número de especies presentes, que denominaremos riqueza y la abundancia de individuos de cada especie o equitatividad.

La **Diversidad** de especies (H') como medida sintética de estos dos parámetros ha sido calculada mediante la expresión de Shannon-Wiener (Shannon y Weaver 1949). Este índice está basado en la teoría de la información siendo uno de los más ampliamente usados (Peet 1974; Magurran 1989). Su cálculo se realiza a través de la ecuación

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

Donde p_i es la proporción de individuos encontrados de la especie i , es decir $p_i = n_i/N$ (Pielou 1969), siendo n_i el número de individuos de la especie i y N el número total de individuos.

Riqueza de especies (S). Se calcula como el número total de especies encontradas en una unidad de muestreo.

En todos los cálculos se consideran tres unidades jerárquicas de muestreo: sector, parcela y banda (ver apartado II.3). A nivel de sector la riqueza se refiere al número total de especies encontradas en un total de 36 cuadrados de 20x20 cm. A nivel de parcela se consideran 9 cuadrados y a nivel de banda únicamente tres.

Amplitud de nicho promedio (A). Representa una medida del grado de segregación de las variables (por ejemplo especies) en un conjunto de unidades espaciales de referencia (Pielou 1969; Pineda *et al* 1981b).

Sea $X = [x_{ij}]$ ($i=1,\dots,S$; $j=1,\dots,P$) una matriz que representa la abundancia de las especies S en las unidades espaciales P y siendo

$$p_{ij} = x_{ij} / x_{i+}$$

$$q_i = x_{i+} / x_{++}$$

La amplitud de nicho de las especies puede definirse como

$$A(i) = -\sum_j p_{ij} \log_2 p_{ij}$$

La amplitud media de nicho ponderada por la abundancia de las especies es

$$A_+ = \sum_i q_i A(i) = \sum_i q_i (-\sum_j p_{ij} \log_2 p_{ij})$$

Hay que tener en cuenta que el valor de A_+ está condicionado por el número de unidades espaciales de referencia (P). De esta manera en una determinada situación A_+ puede alcanzar un valor mayor a causa de un mayor número de unidades P .

Para solucionar este problema, la amplitud de nicho promedio puede ser calculada como

$$A = A_+ / \log_2 P$$

El valor de A varía entre 0 y 1. Alcanza el valor máximo de 1 cuando las especies están distribuidas por igual entre todas las unidades de referencia (homogeneidad máxima entre las parcelas) y el mínimo de 0 cuando cada especie está sólo presentada en una unidad (máxima segregación). De esta manera el valor de A es independiente del número P dependiendo únicamente de la distribución de abundancia de las especies.

4.2. Técnicas de clasificación.

El gran número de observaciones y variables consideradas en este estudio ha hecho que resultara imprescindible la tipificación de las observaciones en grupos. Estas técnicas permiten diferenciar de forma objetiva grupos internamente homogéneos, considerando un conjunto de variables simultáneamente. Como se verá en el desarrollo de este trabajo, son muchas las tipificaciones que se han realizado, bien considerando

diferentes escalas de detalle, o bien considerando distintos aspectos o variables bióticas y abióticas.

Las técnicas de clasificación se dividen en jerárquicas y no jerárquicas, según se expresen o no las relaciones existentes entre los grupos obtenidos. En nuestro caso se ha optado siempre por una técnica jerárquica que permita clasificar las observaciones en un árbol de ramificación dicotómica denominado fenograma o dendrograma. En este fenograma, las relaciones entre observaciones aparece evaluadas en términos de disimilitud o distancia, de manera que cuanto mayor es este valor en el fenograma, menor es la semejanza entre las observaciones. A su vez, las técnicas jerárquicas pueden ser aglomerativas o divisivas. En el primer caso se parte del conjunto total de observaciones, las cuales se van agrupando de una en una en función de su parecido. En el segundo caso el conjunto de observaciones se divide sucesivamente en dos hasta obtener grupos formados por una única muestra.

El método utilizado en todos los casos ha sido el análisis de clasificación aglomerativo UPGMA- Unwaithe'd Pair Groups arithMethic Average- (Sokal y Michener 1958) basado en una matriz de asociación calculada con el índice de Bray-Curtis (1957). Este método de clasificación da a cada grupo un peso proporcional al número de observaciones que posee y determina la distancia como la media entre todas las distancias posibles entre grupos. De todas las técnicas de clasificación aglomerativa existentes Belbin (1984) recomienda la estrategia aquí empleada (UPGMA) al utilizar este tipo de datos. Aunque el índice Bray-Curtis varía entre 0 y 1, el eje de disimilitud del dendrograma puede ser mayor que 1, dependiendo del algoritmo utilizado. La mayoría de las técnicas aglomerativas jerárquicas son "not space-conserving", como ya lo hizo notar Lance y Willians en los años 60 (Lance y Willians 1966, 1968). En concreto, la técnica por nosotros utilizada (UPGMA con $\beta = -0.1$) es "space dilating" (Belbin *et al.* 1992), siendo esta la causa de que en muchos de los dendrogramas que se presentan, la escala de disimilitud alcance valores mayores a la unidad.

La identificación de descriptores para los distintos grupos obtenidos se ha realizado mediante el test de la menor diferencia significativa (LSD) de comparación múltiple y simultánea de medias que permite un contraste estadísticamente adecuado entre todos los grupos a la vez (Ruiz Maya 1986; Day y Quinn 1989).

4.2.1. Nivel de corte en el dendrograma

Los análisis de clasificación representan una forma objetiva de obtener grupos. Sin embargo, siempre hay un componente de subjetividad que se manifiesta en la decisión del investigador, muchas veces arbitraria, a la hora de elegir el nivel de corte en el fenograma, es decir, conseguir el número de grupos que reflejen lo mejor posible la heterogeneidad del territorio. Lógicamente el nivel de similitud más apropiado para cortar el dendrograma será aquel en el que los grupos resultantes muestren la máxima segregación posible de sus características.

Las primeras aproximaciones a este problema se basaban en el denominado "Phenon line" (Sneath y Sokal 1973). Esta técnica consiste en dibujar una línea cortando el dendrograma a un cierto nivel de similitud, de manera que esta línea determina el número de grupos a considerar. La principal objeción a este método es lógicamente su subjetividad. La selección del nivel de similitud depende de la experiencia del investigador, de su conocimiento previo de la estructura de los datos y de la forma que presente el dendrograma. Con el objetivo de alcanzar una mayor objetividad han sido propuestas un gran número de reglas basadas en medidas de la heterogeneidad entre los grupos o dentro de cada uno de ellos, la talla, y el número de grupos obtenidos (Hogeweg 1976; Ratkowsky y Lance 1978; Hill 1980; Popma *et al.* 1983; Milligan y Cooper 1985). Por ejemplo, en una exhaustiva revisión Milligan y Cooper (1985) han comparado 30 procedimientos diferentes para determinar el número óptimo de grupos que se pueden reconocer en un dendrograma. Sin embargo, esta comparación se realiza de forma empírica, por lo que existe una cierta incertidumbre sobre cual es el más adecuado en una situación concreta. De esta manera el "Phenon line" sigue siendo el método más utilizado.

Para solventar este problema, se ha desarrollado una metodología nueva (Casado *et al.* 1996) basada en parámetros de la entropía obtenidos de la teoría de la información (Shannon y Weaver 1949). Este método ha sido utilizado anteriormente para identificar patrones espaciales de comunidades (de Pablo *et al.* 1982). El parámetro utilizado es la amplitud de nicho espacial. Este representa una medida del grado de segregación de las variables (por ejemplo especies) en un conjunto de parcelas (Pielou 1969; Pineda *et al.* 1981b). La expresión matemática para su cálculo se explico en el apartado anterior.

Como se vio anteriormente, A varía entre 0 y 1. Alcanza el valor máximo de 1 cuando las especies están distribuidas por igual entre todas las unidades (homogeneidad máxima) y el mínimo de 0 cuando cada especie está sólo presentada en una unidad (máxima segregación).

Partiendo de esta base, y a partir de los fenogramas obtenidos en los análisis de clasificación, se ha calculado la amplitud de nicho promedio de las especies para cada uno de los niveles de agrupación del fenograma, es decir desde que cada observación es un grupo independiente hasta que el conjunto de observaciones están agregadas en dos grupos. De esta manera es posible construir un espectro de variación colocando en el eje de abscisas todos los números posibles de divisiones en el dendrograma (de 2 a N siendo N el número total de observaciones), y en el eje de ordenadas la amplitud media de nicho correspondiente a cada uno de ellos.

El valor de A en cada uno de los niveles de agregación informa sobre el grado de segregación promedio de las especies para los grupos definidos en ese nivel. Si las sucesivas uniones proporcionan grupos cada vez más homogéneos para el conjunto de especies, la amplitud de nicho promedio aumenta. Si por el contrario existe una mayor segregación entre los grupos, el valor de este parámetro disminuye. La situación donde se obtenga el valor mínimo del espectro de valores calculados definirá por tanto el nivel de corte más apropiado del fenograma.

El cálculo de valores de amplitud de nicho no está restringido sólo a matrices de especies por unidades espaciales de referencia. Puede emplearse también con otras variables, por ejemplo usos del suelo (Atauri *et al.* 1992; Zárate *et al.* 1994), variables cartográficas (De Pablo *et al.* 1987, 1988) y en general con cualquier procedimiento de clasificación en el que se pretenda optimizar la segregación de variables en grupos o sectores de observaciones.

Este método es también útil para hacer comparaciones entre diferentes técnicas de clasificación (Casado *et al.* 1995) aplicadas a un mismo conjunto de datos. La técnica de clasificación más adecuada por proporcionar una mayor segregación de las especies será aquella en la que se obtenga el valor más bajo de A.

Parámetros de la teoría de la información han sido utilizados en ocasiones para la confección de fenogramas (Lance y Willians 1968; Phipps 1981). Sin embargo se trata de métodos para la obtención de dendrogramas y no de una regla para identificar el nivel de corte que, además, permite conectar fácilmente con cuestiones relativas a la organización ecológica de los ecosistemas fácilmente estudiables usando la teoría de la información (Pielou 1975; Phipps 1981; Pineda *et al.* 1981b; de Pablo *et al.* 1982; Pineda *et al.* 1988a).

4.3. Técnica de simulación de Monte Carlo

En varias ocasiones a lo largo de este trabajo se plantea la necesidad de conocer si las repeticiones que se observan en la coincidencia espacial entre dos comunidades florísticas (independientemente de la escala de análisis) responden o no a un proceso aleatorio.

Así, por ejemplo considerando el sector como unidad de análisis, la probabilidad P_{ij} de que un tipo concreto de monte i sea vecino de un tipo concreto de pastizal j se ha calculado como una probabilidad condicionada teniendo en cuenta el número de veces en que dicha vecindad o contacto se produce, en relación con el número total de contactos posibles (Galiano *et al.* 1987). La significación estadística de esta probabilidad se ha testado simulando un número alto de permutaciones al azar de las comunidades en contacto. Estas permutaciones se han hecho para los 50 sectores de monte o de pastizal, calculando las probabilidades obtenidas P'_{ij} para las nuevas secuencias de contactos monte-pastizal. La comparación entre P_{ij} y las sucesivas P'_{ij} permiten establecer la significación estadística (Galiano *et al.* 1987) de los contactos obtenidos con los datos de campo. La hipótesis nula es que una comunidad dada de monte puede estar en contacto con cualquier comunidad de pastizal. Si P_{ij} es menor que cualquiera de los cien P'_{ij} generadas al azar puede considerarse que las dos comunidades tienden significativamente a no aparecer juntas en una frontera monte-pastizal. Si P_{ij} es mayor que cualquiera de los generados al azar, las comunidades tienden significativamente a coexistir espacialmente. En ambos casos es posible hablar de determinismo, si bien este concepto no implica necesariamente que exista una relación causal en el contacto entre dos comunidades, sino una situación que se aleja del azar. Los valores observados comprendidos entre el máximo y el mínimo de los generados indican contactos que pueden ser considerados como aleatorios. Estos cálculos de probabilidad de contacto se han realizado tanto del monte con respecto al pastizal (P_{ij}) como del pastizal con respecto al monte (P_{ji}).

III. Valores de diversidad en las fronteras a distintas escalas de análisis

1. Introducción

La diversidad es una de las medidas más utilizadas en ecología ya que se considera como una expresión sintética del origen y la historia de los ecosistemas y de su organización y funcionamiento (Margalef 1969, 1991b)

Este capítulo se centra en describir los valores de diversidad en los sectores de monte y pastizal que dan lugar a la formación de fronteras en el Sistema Central a distintas escalas de análisis. Este conocimiento resulta básico para conocer en primer lugar su estructura y organización y en segundo lugar para analizar su relación con un amplio número de variables bióticas y abióticas, que serán analizadas en capítulos posteriores.

Los dos tipos de comunidades que forman las fronteras (montes y pastizales) son fundamentalmente distinguibles por la fisionomía de las especies dominantes. En las zonas de monte lógicamente dominan las especies leñosas, mientras que en los pastizales lo hacen las herbáceas. A pesar de ello se plantea que en las comunidades de monte las herbáceas pueden jugar un papel importante en el mantenimiento de ciertos valores de diversidad. Por este motivo se analizará la influencia de cada uno de estos dos grupos de especies en la diversidad total de las comunidades de monte y pastizal, comparando posteriormente las diferencias existentes entre ellos.

Se pretende además en este capítulo describir la heterogeneidad de situaciones encontradas en un territorio amplio como es el Sistema Central.

Son muy numerosos los estudios realizados sobre los valores de diversidad en zonas de pastizal y matorrales mediterráneos. En las zonas de pastizal se ha constatado el papel determinante de los herbívoros en el mantenimiento de unos valores muy altos de diversidad (Montalvo 1992). En matorrales es fundamentalmente la ocupación del espacio en diferentes estratos horizontales y la cobertura arbórea (Guillen 1991; Nicolás *et al.* 1991) el factor de mayor influencia

en la diversidad de estas zonas. En todos los casos se constatan los altos valores de diversidad en estas comunidades. Su localización en zonas con un ambiente climático fluctuante como es el mediterráneo favorece estos valores. Fuera del ambiente mediterráneo los valores registrados tanto en comunidades de monte como de pastizal son siempre inferiores (Nicolás *et al.* 1991; Antor-Castellarnau *et al.* 1991; Santos *et al.* 1991).

Por otro lado es conocida la relación existente entre los valores de diversidad y el área utilizada para su medición dentro de una comunidad. En cuanto a la relación especies-área puede generalizarse que cuanto mayor es el área estudiada, mayor es el número de especies que es posible encontrar (Williams 1943, 1964; Dony 1963). Este patrón en realidad es más complejo y depende del nivel de análisis de manera que el patrón general variará si se consideran islas dentro de un archipiélago, distintas unidades biológicas o áreas con distintas historias evolutivas (Williams 1943; Preston 1962; Rosenzweig 1995).

En este capítulo se analiza esta relación en las zonas de monte y pastizal de la zona de estudio considerando tres escalas diferentes de análisis: banda, parcela y sector.

2. Material y métodos

Los cálculos de diversidad se han realizado utilizando la fórmula de Shannon a partir de los datos de frecuencia de especies sobre un número variable de cuadrados elementales de muestreo de 20x20cm según la escala de análisis considerada (ver capítulo II). Así a escala de sector (400 m²) la diversidad se calcula a partir de un total de doce cuadrados elementales. A nivel de parcela se incluyen nueve, y a escala de banda únicamente tres.

Las diferencias entre los sectores de monte y pastizal se han testado para el conjunto de las 50 fronteras mediante el cálculo del estadístico t de Student pareado.

3. Resultados y discusión

En la tabla III-1 se indican los valores de riqueza y diversidad de especies calculados considerando el sector como unidad de análisis. Los resultados se presentan teniendo en cuenta todas las especies simultáneamente o separando estas según sean leñosas o herbáceas.

Los valores de diversidad total y de herbáceas obtenidos están altamente correlacionados ($r=0,983$ en sectores de montes y $r=0,997$ en sectores de pastizal), sin embargo no existe correlación significativa entre los valores totales y de leñosas, lo que pone de manifiesto el importante papel de las herbáceas no sólo en los sectores de pastizal sino también en los de monte. Es decir, los valores de diversidad en ambos sectores están determinados fundamentalmente por el número y la abundancia de especies herbáceas. También se observa una alta correlación entre los valores de riqueza y diversidad, ($r=0,95$ en monte y $0,96$ en pastizales). En base a estos resultados, en capítulos posteriores se utilizará en general el valor de diversidad considerando el total de las especies. Sólo en algunos casos excepcionales se tratarán separadamente las especies leñosas o se utilizará el valor de riqueza.

La tabla III-1 pone de manifiesto los altos valores de diversidad alcanzados tanto en zonas de monte como de pastizal (medias de 4,8 y 5,1 respectivamente). Estos valores, que llegan a superar los 6 bits en algunos casos son de los más altos de los encontrados a nivel mundial en este tipo de comunidades (Pineda *et al.* 1981b; Shmida 1986; Shmida y Wilson 1985; Marañón 1986). Los valores medios son generalmente mayores en el pastizal que en el monte. Aunque estas diferencias no son muy elevadas (diferencia de medias de 0,249 bits) sí son significativas (t pareada=2,9 $p<0,0056$). A pesar de ello, es importante destacar que el valor más alto encontrado (6,1 bits) se ha obtenido en una zona de monte y que este valor es consecuencia tanto de la alta riqueza de especies herbáceas (86) como de leñosas (6) los cuales superan ampliamente los valores medios (50 y 4 respectivamente).

Si bien los pastizales en general alcanzan valores superiores de diversidad que sus montes adyacentes, estos últimos presentan un rango de variación más amplio pudiendo tener en ocasiones valores incluso superiores a los de los pastizales. Un 30 % de las localidades están formadas por sectores de monte más diversos que los pastizales con los que contactan.

Los pastizales con unos valores de diversidad superiores a los montes representan en principio una excepción a los postulados teóricos clásicos del aumento de la diversidad con la madurez ecológica (Margalef 1969; Odum 1971). La disminución de la competencia interespecífica debida al elevado flujo energético que origina el consumo de los herbívoros es posiblemente la explicación a este fenómeno. Este uso, a la vez que favorece una elevada diversidad, produce una cierta homogeneización de los pastizales, haciendo que los valores varíen en un rango más estrecho que en los matorrales donde la presión de herbívoros es sin duda mucho menor.

Tabla III-1. Valores de diversidad (Índice de Shannon) y riqueza de especies leñosas, herbáceas o totales, considerando el sector como unidad de análisis. ES= error estándar.

MONTE

		Media	Valor mínimo	Valor máximo	E. S
Diversidad	De leñosas	1,249	0	2,581	0,103
	De herbáceas	4,766	2,686	6,015	0,090
	Total	4,851	2,857	6,100	0,086
Riqueza	De leñosas	3,922	1	9	0,280
	De herbáceas	46,175	9	86	2,335
	Total	50,078	13	92	2,358

PASTIZAL

		Media	Valor mínimo	Valor máximo	E.S
Diversidad	De leñosas	0,420	0	1,838	0,082
	De herbáceas	5,080	4,162	5,741	0,045
	Total	5,107	4,179	5,750	0,045
Riqueza	De leñosas	1,353	0	4	0,142
	De herbáceas	56,549	32	81	1,607
	Total	57,882	33	82	1,639

Las comunidades de monte presentan un rango de variación de los valores de diversidad muy amplio (de 2,8 a 6,1 bits). Aun así, el 96% de las localidades tienen valores entre 3 y 6 bits, estando el 50% de ellos entre 4 y 5. En pastizales el rango es menor (de 4,1 a 5,7) pero la mayoría de las zonas estudiadas (70%) varían entre 5 y 6 bits, superando así el rango de valores más frecuentes en las zonas de monte (Fig. III-1). La variación de especies leñosas es lógicamente superior en las zonas de monte, pudiendo llegar a 2,5 bits; son muy pocos los pastizales con una diversidad de leñosas superior a 1 bit.

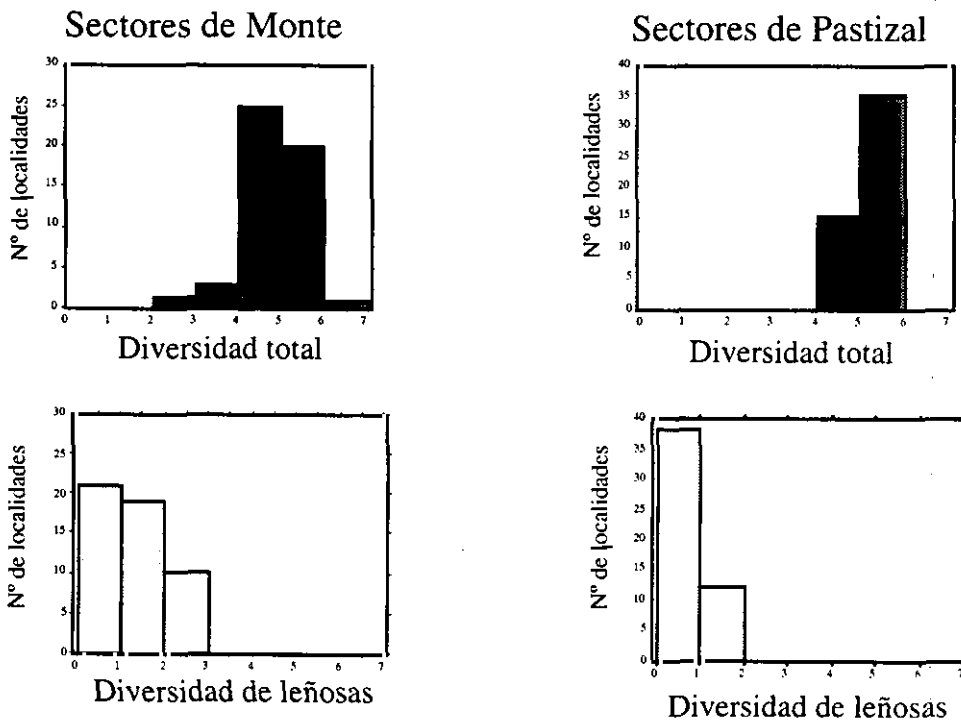


Fig. III-1. Histogramas de distribución de los valores de diversidad (total y de especies leñosas) en los sectores de monte y de pastizal.

Se han calculado los valores de diversidad para otras dos escalas de mayor detalle, es decir, considerando la parcela (100 m²) o la banda (10 m²) como unidad de análisis (tabla III-2). Al igual que en el caso de análisis por sectores, existe una correlación altamente significativa entre los valores de riqueza y diversidad o entre los correspondientes a todas las especies y los de las de tipo herbáceo. Comparando con los valores obtenidos a nivel de sector, se observan unos resultados equivalentes. De nuevo los valores máximos se obtienen en las zonas de monte, si bien los valores medios son siempre superiores en las zonas de pastizal. Las diferencias entre montes y pastizales son significativas en todas las escalas.

Tabla III-2. Valores medios, mínimos y máximos de diversidad (índice de Shannon) de especies (herbáceas y leñosas juntas) obtenidos utilizando las parcelas o las bandas como unidad de análisis. Se indica el error estándar de la media.

<u>Nivel de Parcela</u>				
	<i>Media</i>	<i>Valor mínimo</i>	<i>Valor máximo</i>	<i>Error estándar</i>
<i>Monte</i>	4,203	0	5,571	0,057
<i>Pastizal</i>	4,608	3,315	5,464	0,030
<u>Nivel de banda</u>				
<i>Monte</i>	3,607	0	5,153	0,360
<i>Pastizal</i>	4,172	2,446	5,134	0,019

Por otro lado, comparando los valores medios, mínimos y máximos obtenidos en las tres escalas se observa una disminución significativa al considerar unidades de referencia menores (Fig. III-2), lo cual está relacionado con la utilización de áreas de referencia cada vez menores (Williams 1964) y el número de unidades de 20x20 cm utilizados para el cálculo de la frecuencia de especies (Kirby *et al.* 1986). Este aumento de la diversidad con la escala ha sido constatado en numerosos estudios en zonas de monte y pastizales semejantes a las aquí tratadas (Chaneton y Facelli 1991; Pérez Corona y Stuefer 1996).

Margalef (1974) postula que relaciones como las encontradas son propias de sistemas espacial y funcionalmente bien organizados, mientras que en sistemas de baja organización los cambios de diversidad con la escala son menores. En este contexto, las diferencias observadas se deben a variaciones en la heterogeneidad espacial interna a

cada comunidad (Chaneton y Facelli 1991) la cual a su vez varía con la escala de análisis (Schmida y Wilson 1985). A escala detallada procesos como la interacción competitiva (Whittaker 1972; Whittaker 1975; Tilman 1982), la dispersión de semillas etc pueden ser los factores más influyentes. A gran escala es la heterogeneidad de hábitats el factor probablemente dominante.

El rango de valores de diversidad más frecuentes en los montes se sitúa, a cualquier escala de análisis, entre 4 y 5 bits. A escala de poco detalle (nivel de sector) los valores entre 5 y 6 bits son los siguientes en orden de frecuencia. A escalas más detalladas (parcela o banda) son por el contrario los valores entre 3 y 4 bits (Fig. III-3). Es decir, la distribución de valores de frecuencia se desplaza hacia rangos superiores al considerar escalas de poco detalle, moviéndose hacia valores más bajos cuando las unidades de referencia espacial son menores.

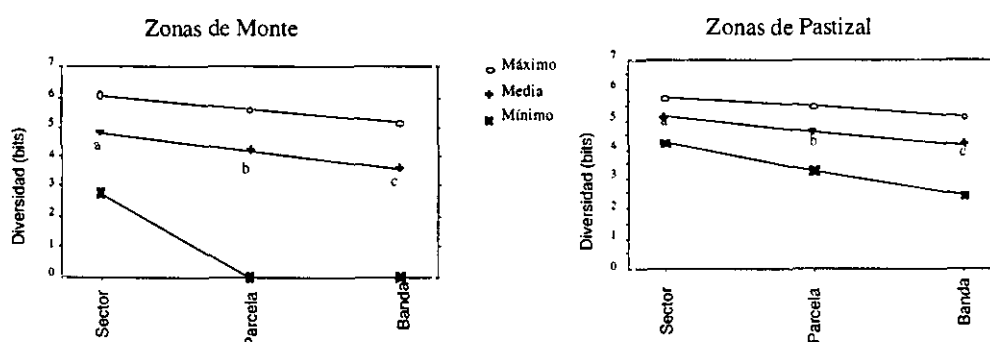


Fig. III-2. Valores medios, mínimos y máximos de diversidad de especies según la escala de análisis considerada (sector, parcela o banda) tanto en montes como en pastizales. Las letras a, b y c indican la existencia de diferencias significativas entre los valores medios.

De igual manera en las zonas de pastizal el rango de variación aumenta al aumentar la escala del análisis, si bien este es siempre más estrecho que el observado en las zonas de monte. La mayoría de las observaciones se encuentran entre 5 y 6 bits en el análisis a nivel de sector pasando a estar en el rango 4-5 al utilizar los niveles de parcela o banda.

Aunque el índice de diversidad de Shannon combina los parámetros de riqueza y equitatividad, cuyo resultado esta en general más influido por la riqueza de especies que por los cambios de abundancia de estas (Peet 1974; Magurran 1989). Este hecho puede estar influyendo en las diferencias observadas entre las escalas. Está demostrado que el número de especies (riqueza) depende del tamaño del área de estudio, aumentando a

medida que esta aumenta (Kirby *et al.* 1986; Magurran 1989). En este sentido resulta lógico el sesgo de la diversidad hacia valores más altos al considerar el sector como unidad, mientras que estos se distribuyen en rangos de valor inferiores al utilizar escalas más detalladas. Estos resultados sin embargo parecen estar muy asociados a ambientes mediterráneos, ya que otros estudios realizados en zonas tropicales han mostrado que los valores de diversidad obtenidos con el índice de Shannon están más correlacionados con la equitatividad que con la riqueza de especies (Maggi *et al.* 1996; de Miguel y Casado, comunicación personal).

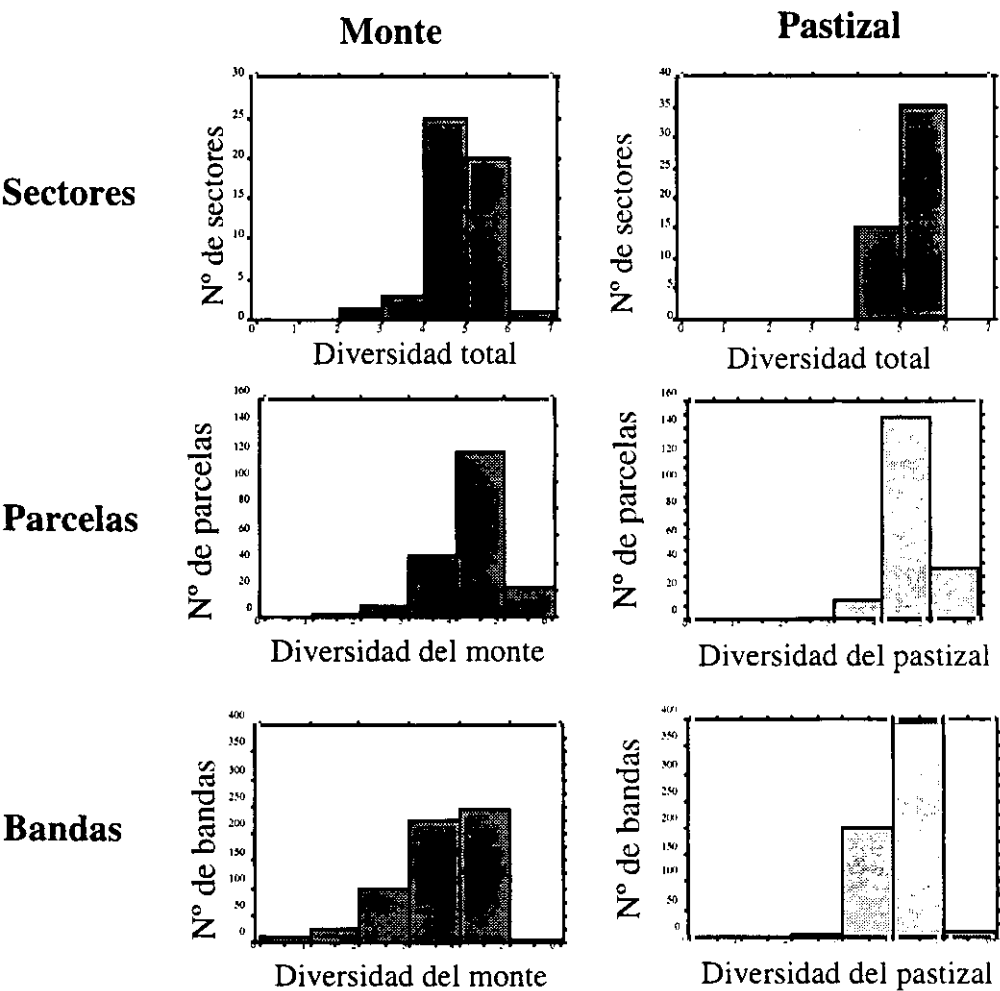


Fig. III-3. Histogramas de frecuencia de distribución de los valores de diversidad de las zonas de monte y pastizal considerando el sector, la parcela y la banda como unidad de análisis.

IV. Caracterización de las fronteras con distintas variables ambientales y su relación con la diversidad

1.1. Aspectos generales sobre los procesos reguladores de la diversidad

Aunque todavía es muy poco lo que se conoce sobre la diversidad en la tierra parece claro que existen algunos patrones que se repiten en diferentes taxa, continentes y eras geológicas (Rosenzweig 1995). El hecho de que existan excepciones a cada regularidad encontrada (Diamond 1988) no indica que dichos patrones no existan. Entenderlos es de cualquier manera complicado, ya que no están regulados por factores sencillos, sino que son el resultado de la combinación de muchos de ellos. Además factores como la herbivoría, predación, perturbación, estacionalidad etc. pueden producir en diferentes situaciones un efecto contrario sobre los valores de diversidad.

Aún así, el estudio detallado de estos patrones y los factores que los determinan es uno de los objetivos fundamentales de la ecología (Austin 1985; Tilman 1987; Keddy 1989, entre otros). Para que estos modelos sean testables y generalizables algunos conceptos deben ser tenidos en cuenta especialmente, como por ejemplo la escala espacial y temporal a la cual el modelo es aplicable (Keddy 1989). Cada uno de los patrones se expresa a una escala espacial y temporal determinada. Ambas pueden ser a su vez muy variables, desde centímetros a cientos de kilómetros y desde un año a cientos o millones de ellos. La relación entre diversidad y escala espacial en las zonas de fronteras fue analizada en el capítulo anterior. Con respecto a los patrones temporales son especialmente importante los procesos sucesionales. En general se admite que en los primeros años de la sucesión ecológica la diversidad aumenta (Nicholson y Monk 1974; Bazzaz 1975; Tilman 1988; Burrows 1990, por ejemplo) aunque este aumento está seguido en muchos casos por una disminución (Whittaker 1970; Houssard *et al* 1980, entre otros). En sistemas mediterráneos algunos trabajos muestran una relación directa entre estos dos parámetros (Casado *et al.* 1988; Pineda *et al.* 1981a) pero hay ejemplos que indican una situación contraria. Así en hayedos europeos o en ciertos montes mediterráneos la diversidad disminuye en la transición hacia situaciones de

mayor madurez ecológica, aunque en estos casos la disminución de la diversidad de especies se compensa con un aumento de la diversidad estructural (troncos, ramas etc., Southwood *et al.* 1979). Otro factor temporal es la variación estacional. Está claro que la diversidad de especies en zonas con marcadas diferencias estacionales como la región mediterránea, varía en gran medida dependiendo de la estación elegida debido a la existencia de numerosas plantas anuales. La estabilidad ambiental o variación temporal ambiental de escasa magnitud es otro factor relacionado con el aumento de los valores de diversidad (Margalef 1963, 1974; Pielou 1975; Pianka 1978) aunque en ciertos casos se ha observado el efecto contrario (Hutchinson 1961; Whittaker 1972; Chesson y Warner 1981).

Los procesos que regulan los valores de diversidad son en general descritos como unas interminables listas, si bien hay algunos ejemplos que muestran un intento por clasificarlos. Así estos pueden ser divididos en temporales, espacial y adimensionales (Rosenzweig 1995) o en cualitativos (diversidad de nichos y recursos), cuantitativos (número de consumidores), de interacción entre las especies y de dinámica de las especies (Diamond 1988). Numerosos trabajos (Whittaker 1956, 1977; Terborgh 1973; Good 1974; Huston 1979; Gentry 1982) presentan revisiones en este sentido, identificando al menos ocho factores como prioritarios i) la heterogeneidad del sistema, ii) la abundancia de recursos, iii) el régimen de perturbación, iv) la edad, v) el área, vi) el grado de aislamiento, vii) la incidencia de grandes cambios climáticos (por ejemplo periodos glaciares) y viii) la incidencia de factores perjudiciales permanentes (por ejemplo la salinización) o temporales (congelación). Cada uno de ellos no es un proceso aislado, sino que son múltiples las interconexiones existentes entre ellos.

En definitiva son muchos los factores tanto físico-químicos como de uso tradicional responsables de los valores de diversidad tanto a escala regional como local. Determinar su influencia es una cuestión de notable interés en ecología pero de difícil solución dada la complejidad de interacciones existentes entre los distintos factores y procesos implicados (Margalef 1969, 1991b; Shmida y Wilson 1985; Maarel 1988; Rosenzweig 1995). Numerosos estudios analizan su variación con respecto a variables físicas (van der Maarel y Leertouwer 1967; Tilman 1982; Fresco 1988, entre otros) o bióticas como la competencia entre las especies por los recursos, considerado como un factor que causa una disminución de los valores de

diversidad al determinar la exclusión de algunas especies (Huston 1979; Tilman 1983; Grime 1987), o el efecto de la herbivoría (Harper 1969; Naveh y Whittaker 1979; Pignatti 1987; Puerto *et al.* 1990; Hobbs y Mooney 1991).

En ambientes mediterráneos han sido importantes los estudios que relacionan la diversidad con las variaciones geomorfológicas (Ruiz 1980; De Pablo *et al.* 1982; Montalvo 1992), la meteorología (Peco 1982; Casado 1987; Casado *et al.* 1988; Peco 1989) factores físico-químicos de carácter local (Marañón 1987; Pineda *et al.* 1981a; Pineda *et al.* 1981b; Puerto *et al.* 1990), las reservas de semillas en el suelo (Levassor *et al.* 1990; Ortega 1994?) el efecto del arbolado (Bernáldez *et al.* 1969; Marañón 1986), los procesos sucesionales (Pineda *et al.* 1981b; Peco 1982; Peco *et al.* 1983) o la morfología de las plantas (Pineda 1975; Fernández Guillén 1993), los cuales sirven de referencia para el desarrollo del presente trabajo.

Unicamente son objetivo este capítulo los procesos que varían espacialmente, si bien a distintas escalas de análisis. En este sentido lugar es importante distinguir entre las regularidades observadas al comparar entre distintos tipos de vegetación (escala regional), y aquellas observadas dentro de una determinada comunidad (escala local). Regularidades que pueden observarse al comparar entre distintos tipos de vegetación, no tienen porque producirse al analizar individualmente cada uno de ellos (Moore y Keddy 1989). Estos dos niveles serán considerados en este capítulo. Por una lado se analizarán conjuntamente el total de localidades repartidas en un territorio amplio como es el Sistema Central (escala regional) para analizar posteriormente cada localidad individualmente (escala local). Dentro de estas escalas a su vez se considerarán diferentes niveles de detalle según la agregación de las observaciones en cada localidad sea a nivel de sector, parcela o banda (ver apartado II-3).

1.2. Estructura del capítulo

El objetivo principal de este capítulo es identificar mecanismos de control de la diversidad, los cuales pueden estar relacionados con variables ambientales (o conjunto de variables) y la escala espacial a la cual se expresan.

El presente capítulo trata de describir en primer lugar como son las fronteras monte-pastizal en el contexto del Sistema Central. Para ello se dispone de datos de climatología, edafología, biomasa acumulada y densidad de excrementos de herbívoros.

El conjunto de estos y otros factores y el complejo entramado de relaciones existentes entre ellos se plantean como los responsables de la estructura de estas zonas y en concreto de los valores de diversidad que en ellas se mantienen.

Lógicamente todos estos parámetros (composición florística, suelo, herbívoros etc.) están relacionados entre sí, lo que da lugar a un alto número de combinaciones si se pretende analizar la relación de cada uno con todos los demás (Fig. IV-1a). Con objeto de que la descripción de cada uno de estos parámetros y las relaciones existentes entre ellos en las zonas de frontera sea lo más ordenada posible, este capítulo incluye 4 apartados fundamentales, uno para cada una de los parámetros antes mencionados (clima, suelos, excrementos, y biomasa). La estructura que mantiene cada uno de estos apartados es siempre la misma. Se caracterizan en primer lugar las fronteras según la variable considerada, analizando en los casos en los que se dispone de datos para ello las relaciones existentes entre las zonas de monte y pastizal. Se examina a continuación la relación de cada parámetro con los analizados en apartados anteriores (Fig. IV-1b). Así, al llegar al último apartado se han analizado todos los pares de combinaciones posibles. Se analiza finalmente la relación con los valores de diversidad obtenidos en las fronteras a distintas escalas de análisis.

En este capítulo puede llamar la atención la falta de un apartado correspondiente a la composición florística ya que es obvia su relación con las variables que están siendo analizadas y, por supuesto con los valores de diversidad. Dada la importancia de un análisis florístico de las fronteras se ha considerado apropiado realizar un estudio de este parámetro con mayor profundidad que la considerada aquí con otras variables. Por ello no se incluye en este capítulo un análisis de la composición florística el cual será presentado detalladamente en capítulos posteriores.

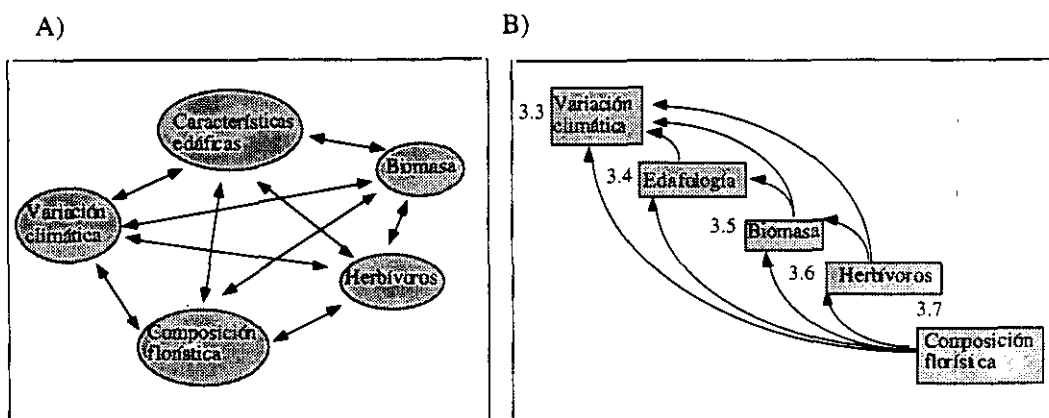


Fig. IV-1. Esquema general de las variables analizadas en este capítulo (a) y de la organización jerárquica de los diferentes apartados (b)

Al trabajar con un número relativamente elevado de localidades ha sido necesaria la tipificación de estas en grupos de características semejantes. Estos grupos recogen la variabilidad existente en el territorio permitiendo disponer de una visión más globalizadora. Se presenta así el marco de referencia necesario para poder interpretar la estructura de las zonas de frontera entre monte y pastizal y su relación con la diversidad.

Las 50 fronteras entre monte y pastizal en las que se basa este estudio, están localizadas a lo largo de un gradiente mesoclimático que va a influir notablemente en la composición florística y estructura de las zonas de monte y pastizal. Las características climáticas de estas localidades van a estar de esta forma influidas por la existencia de este gradiente, definido fundamentalmente por variaciones en la altitud y la continentalidad (identificada por la posición latitudinal y longitudinal). En este contexto se analizan las características climáticas que afectan a cada localidad, para poder así aislar e identificar en que medida las diferencias en la estructura y función de las zonas de frontera se deben a diferencias en el ambiente climático.

Además de las características climáticas otra serie de factores locales pueden también ser determinantes de las características de las fronteras como por ejemplo las características edáficas. Con este análisis se pretende conocer además la

existencia o no de conexión en cuanto a flujos de agua y nutrientes entre los dos subsistemas.

El uso al que está sometida una determinada zona es otro de los factores de notable interés en las fronteras por su posible influencia en los valores de diversidad. Conocer el tipo y la intensidad de la gestión a base de encuestas a los ganaderos o de los censos agrarios resulta en la mayoría de los casos difícil. Un método aproximativo es estimar la presencia de herbívoros y la intensidad de uso a partir del tipo y la densidad de excrementos encontrados (Bennett *et al.* 1940; Neff 1968; Bailey y Putman 1981; Collins 1981; Angerbjörn 1983; Wood 1988). En nuestro caso no es el objetivo de este trabajo estimar la carga ganadera. Las densidades de excrementos se han calculado por un lado para establecer comparaciones entre las distintas localidades o entre los sistemas de monte y pastizal y por otro para analizar el posible efecto de la frontera en la distribución de los herbívoros.

Además del uso de herbívoros, las zonas de matorral mediterráneo han sido sometidas tradicionalmente a prácticas de aclarado, roturaciones etc. que condicionan la estructura fundamentalmente de las zonas de monte. El análisis de la cantidad de biomasa acumulada en las zonas de monte o más concretamente la diferencia de biomasa entre monte y pastizal resulta imprescindible en el estudio de fronteras, ya que además de informar sobre las prácticas de gestión en la zona, son una expresión de la tensión entre los subsistemas en contacto que puede afectar a los valores de diversidad. Por este motivo se ha considerado un apartado en este capítulo en el que se describen los valores de biomasa de especies leñosas y su relación con distintas variables, entre ellas la diversidad. En el caso de las especies herbáceas el amplio número de localidades consideradas y el corto periodo de tiempo disponible para que los muestreos sean comparables, ha impedido que se disponga de datos de biomasa. En su lugar se utiliza la cobertura de herbáceas como una estima o aproximación de su biomasa.

El conjunto de parámetros considerados permitirán tener una visión completa de las zonas de estudio a la vez que conocer las relaciones existentes entre todos los factores que están influyendo en la estructura y la diversidad de las zonas de frontera monte-pastizal.

2. Material y método

Como se ha visto en el apartado II.3 correspondiente a los muestreos realizados, el nivel de detalle utilizado en la recogida de datos no es siempre el mismo. De esta manera las unidades de referencia utilizadas en los análisis que aquí se presentan son diferentes dependiendo del parámetro a analizar.

Así por ejemplo en el estudio climático se utiliza la localidad, en la que no se distingue entre monte y pastizal. No se dispone de datos de microclimatología y por tanto los análisis se refieren a variaciones a escala geográfica en la que no es posible establecer diferencias entre dos subsistemas pertenecientes a una misma localidad.

En el caso de las variables edáficas se tienen valores en los sectores de monte y pastizal pero no es posible analizar la heterogeneidad interna en estos sectores.

Los valores de biomasa, cobertura herbácea, densidad de excrementos y diversidad permiten realizar análisis a tres escalas de detalle, según la unidad de referencia sea el sector, la parcela o la banda.

Se describen a continuación las principales técnicas estadísticas utilizadas. La mayoría de ellas han sido descritas en el apartado II.4 al tratarse de técnicas de utilización general. Únicamente el cálculo de la biomasa de leñosas se describe en este apartado detalladamente.

2.1. Principales técnicas estadísticas utilizadas

Se ha empleado el análisis de distancias taxonómicas para establecer los parecidos entre localidades con respecto a sus coordenadas altitudinales, latitudinales y longitudinales. Para ello estas tres variables han sido estandarizadas según la fórmula:

$$X_e = (X_i - X_m) / X_m$$

donde X_i es el valor de una variable en una determinada localidad y X_m el valor medio de esa variable para el conjunto de localidades.

La fórmula empleada para el cálculo de las distancias es

$$D_{ij} = [(X_{ij})^2 - (Y_{ji})^2]^{-1/2}$$

siendo X_{ij} la coordenada de la observación X en la variable j e Y_{ji} la coordenada de la variable j para la observación i

Mediante análisis de correlación se analiza la relación de cada variable con las demás. Las diferencias entre monte y pastizal se testan en base al test de Fisher (T pareada).

Las tipificaciones de las 50 fronteras según los distintos parámetros se han realizado mediante análisis de clasificación UPGMA estableciendo el número de grupos partir del análisis de la amplitud de nicho promedio (ver capítulo 2). Las diferencias entre los grupos obtenidos se testan mediante análisis de la varianza de una vía (test LSD).

En algunos casos se ha considerado necesario analizar la coincidencia espacial entre los grupos obtenidos. Para testar si estas coincidencias responden o no a un proceso aleatorio se ha utilizado la técnica de simulación de Monte Carlo (ver capítulo 2).

2.2. Cálculo de la biomasa de especies leñosas

El cálculo de la biomasa aérea de especies leñosas representa un problema importante en ecología. Los trabajos desarrollados sobre la estimación de la biomasa en plantas son numerosos. Desde principios de los 70 se han dedicado notables esfuerzos encaminados a la mejora del diseño experimental y al análisis de este tipo de información. (Etienne 1989) ofrece una amplia revisión de las metodologías de muestreo y análisis empleados. De todas ellas parece ser la propuesta por (Whittaker y Woodwell 1968) la que, con determinadas variaciones, ha sido acogida con

mayor éxito. La biomasa en peso seco de una especie se estima a partir de un proceso destructivo sobre un número relativamente reducido de muestras. Con ellas se establece una función predictiva que relacione un parámetro característico de la estructura del vegetal con la biomasa (Brand y Smith 1985). Siguiendo este método se han calculado las funciones adecuadas para evaluar la biomasa aérea de las especies típicas del matorral mediterráneo del centro de la Península Ibérica.

Aplicando las funciones calculadas para las distintas especies leñosas a los datos recopilados de cobertura y altura en los transectos de muestreo, se obtiene una estima de la biomasa aérea total en cada zona.

Con el fin de hacer su aplicación lo más general posible, su cálculo se ha realizado con datos procedentes de distintas épocas del año y de un rango territorial amplio. El muestreo se realizó entre septiembre de 1991 y octubre de 1992, analizándose un total de 541 parcelas que incluyen un total de 34 especies leñosas. La tabla IV-1 indica el número total de individuos cortados de cada una de las especies y utilizadas para el cálculo de la función de regresión. En algunos casos el número de individuos es muy bajo debido a su escasez en el territorio. Del total de especies leñosas aparecidas en los muestreos (34 especies) ha sido posible calcular una función de regresión para 17 de ellas. Aunque en valor absoluto representan el 50% del total de las especies de leñosas, suponen un 85,7% de los valores de cobertura relativa para el conjunto de localidades. Para las 17 especies restantes este cálculo no ha sido posible por no disponer de datos de biomasa suficientes. Se trata de especies con una frecuencia de aparición muy baja en las zonas de estudio lo que ha motivado la imposibilidad de recolectar más individuos. En las localidades en las que aparecen estas especies la biomasa total ha sido calculada asignando a estas un valor aproximado por comparación con el obtenido para otras especies de porte semejante. No han sido consideradas especies arbóreas para los cálculos de biomasa ya que no ha sido posible encontrar en la literatura funciones que pudieran ser aplicadas a los datos disponibles (cobertura y altura).

Tabla IV-1. Especies consideradas para el cálculo de las funciones de regresión. Se presenta el número de muestras (Nm) utilizadas en cada caso para el cálculo de la función de estimación de biomasa aérea. Igualmente se indica el rango de valores considerados para los siguientes parámetros: altitud de las localidades de muestreo donde ha aparecido la especie, cobertura, altura y peso seco obtenidos por cuadrado de 1x1m. En el caso de *Quercus rotundifolia* se considera únicamente el morfotipo de matorral.

	Nm	Altitud		Cobertura		Altura		Peso seco	
		max	min	max	min	max	min	max	min
<i>Cistus albidus</i>	23	520	520	0.95	0.200	1.15	0.22	1876.8	20.35
<i>Cistus crispus</i>	22	380	320	0.90	0.010	0.40	0.10	1574.5	1.74
<i>Cistus ladanifer</i>	82	960	280	1.00	0.005	1.95	0.07	5943.3	0.30
<i>Cistus salvifolius</i>	24	580	300	0.90	0.010	0.80	0.08	1219.4	2.48
<i>Cytisus multiflorus</i>	40	440	280	1.00	0.005	1.90	0.22	5617.9	0.43
<i>Cytisus scoparius</i>	25	1160	280	0.85	0.010	1.70	0.10	3744.1	1.53
<i>Cytisus striatus</i>	22	400	285	0.95	0.010	2.00	0.45	3766.5	2.26
<i>Genista hirsuta</i>	23	860	260	0.75	0.080	1.00	0.30	1234.8	25.86
<i>Halimium occymoides</i>	23	990	340	0.40	0.030	0.90	0.10	586.5	6.11
<i>Halimium umbellatum</i>	26	920	340	0.40	0.005	0.43	0.05	199.3	2.66
<i>Helychrisum stoechas</i>	24	860	440	0.12	0.005	0.40	0.07	207.4	1.11
<i>Lavandula pedunculata</i>	111	1160	260	0.90	0.005	0.65	0.10	1181.9	0.70
<i>Quercus rotundifolia</i>	24	990	290	0.75	0.001	0.85	0.05	2593.5	0.35
<i>Retama sphaerocarpa</i>	23	626	280	0.90	0.010	2.30	0.15	5436.0	1.88
<i>Santolina rosmarinifolia</i>	23	880	620	0.60	0.005	0.60	0.10	398.1	3.03
<i>Thymus mastichina</i>	29	1160	470	0.40	0.010	0.60	0.10	584.9	2.25
<i>Thymus zygis</i>	20	950	860	0.30	0.001	0.25	0.03	84.6	0.72

Esta falta de ecuaciones adecuadas que puedan ser aplicadas en distintos estudios sin la necesidad de realizar en cada caso el proceso destructivo, ha sido ya denunciada por numerosos autores (Martínez Fernández *et al.* 1991; Smith y Brand 1983; Stanek y State 1978; Tritton y Hornbeck 1982). A pesar de que muchos trabajos en ecología funcional, relacionados con ciclos de nutrientes, interacciones de competencia, procesos espacio temporales (Payandeh 1981; Casado *et al.* 1985; Austin 1990; Merino *et al.* 1990; Guillen *et al.* 1994) o aquellos que estudian la coexistencia de especies (Tausch y Tueller 1989), densidad de individuos (Firbank y Watkinson 1990) o el efecto de los árboles en la producción de especies del sotobosque (Tausch y Tueller 1990) se han basado en estudios de biomasa, no ha sido posible encontrar funciones adecuadas aplicables para la mayoría de las especies obtenidas en los muestreos realizados, por lo que ha sido necesario desarrollar nuevas ecuaciones.

El primer problema que se plantea es conocer qué tipo de función es la más adecuada para cada especie y con qué parámetro estructural de la planta se relaciona mejor la biomasa. Usualmente se ha utilizado el coeficiente de determinación R^2 (calculado en las funciones de ajuste) para realizar una evaluación comparativa entre diversas funciones aplicadas a una misma especie. Sin embargo, algunos autores como Drapper y Smith (1966) o Netter y Wasserman (1974) han indicado la conveniencia de utilizar criterios adicionales, analizándose también los valores de las sumas de cuadrados residuales y la propia distribución de residuos (Martín de Agar et al. 1995). En selvicultura se han empleado con éxito variable tres modelos: i) $Y = aX^2$; ii) $Y = aX^2h$ y iii) $Y = aX^b$, donde Y es el valor de biomasa vegetal en peso seco, X es el diámetro del tronco a 1,3 m del suelo, h la altura de la planta y a y b los coeficientes a ser estimados. Se han obtenido resultados que permiten entender como buenas estas ecuaciones de manera que la mejor sería la tercera (iii), seguida de la primera (i) y por último la segunda (ii) según los errores típicos que suelen encontrarse en la estima de biomasa y sus R^2 .

La utilidad de estas ecuaciones se considera teniendo en cuenta su buen valor predictivo para todas las fracciones de la biomasa, resultando ser muy utilizada la (ii) para estimar la biomasa de ramas y las restantes para la madera (tronco). De ellas la función de alométrica (iii) es comúnmente empleada para expresar la proporción entre el incremento relativo de la biomasa y el diámetro de los árboles, lo que puede variar en diferentes ambientes y a lo largo de la sucesión (Brunig 1973; Hitchcock y Mac Donnell 1979; Ribe 1979).

En matorrales, las relaciones entre la biomasa y una medida estructural -por ejemplo, altura o cobertura del vegetal- suelen ser, en efecto, usualmente alométricas (Sprent 1972) y se han calculado, tradicionalmente, a través de la transformación logarítmica de la ecuación de alométrica ($Y = ax^b$) en una función lineal ($\log Y = a + b \log X$). Sin embargo, parece un hecho probado que este método introduce sistemáticamente desviaciones en los resultados (Baskerville 1972; Lee 1982; Payandeh 1981; Sprugel 1983), obteniéndose una sobrestimación del valor de biomasa calculado. Teóricamente esta desviación se produce al utilizar las sucesivas transformaciones log-antilog de los datos. Algunos trabajos comentan que esta diferencia es muy escasa y poco significativa (Turner y Long 1975; Pastor y Bockheim 1981). A pesar de ello, se han propuesto factores de corrección a fin de

minimizar las diferencias detectadas (Baskerville 1972; Lee 1982; Sprugel 1983). Estos factores se han testado sobre poblaciones con individuos uniformemente repartidos en todo el rango posible de valores. Sin embargo, cuando se aplican sobre datos de campo -donde los ejemplares medidos pueden estar restringidos a una parte muy pequeña de su variabilidad en la mayoría de los casos subestiman la biomasa calculada (Tausch 1989). A pesar de la controversia planteada, en la actualidad sigue siendo practica habitual la obtención de la función de alométrica mediante transformaciones log-antilog, sin correcciones posteriores.

Chiyenda y Kozak (1982) y Payandeh (1981) proponen que el calculo de la función alométrica se realice directamente, sin transformaciones previas de los datos. Tausch (1989) compara diversas funciones log-log, log-log corregida y alométrica calculada directamente. Utiliza a tal efecto el coeficiente de determinación (R^2), según recomienda Schlaegel (1981). Demuestra que las dos primeras introducen desviaciones, lo que hace recomendable el uso de la función sin transformación, aunque si se utilizan simultáneamente se puede tener un mejor conocimiento sobre las posibles desviaciones (Brand y Smith 1985).

A la hora de elegir la función que mejor se ajuste a los datos hay que tener en cuenta que en los análisis log-log el coeficiente de determinación (R^2), se calcula sobre datos transformados, por lo que no puede ser comparado directamente con el obtenido en funciones no lineales (Payandeh 1981). Las funciones obtenidas con ambos métodos pueden ser comparadas a través del calculo de "fit index" (FI) (Brand y Smith 1985), que es equivalente al coeficiente de determinación (R^2) obtenido en ecuaciones lineales sin transformación previa de los datos (Tausch y Tueller 1988). Este índice varia entre un valor máximo de 1 y, a diferencia de R^2 , un mínimo que puede ser negativo.

Teniendo en cuenta estas consideraciones se ha calculado para cada especie distintas funciones de regresión entre su peso seco, como variable dependiente, y tres medidas estructurales de la planta (cobertura, altura y biovolumen) como variable dependiente. Los valores de cobertura y altura fueron obtenidos directamente en el campo (ver apartado II.3) y el biovolumen de cada pie se calculó como el producto entre ambas medidas (Cook 1960; Frandsen 1983). Sin embargo, en la mayoría de los trabajos publicados el cálculo del biovolumen se realiza a través

del ajuste de la forma de la planta a la de un cuerpo sólido determinado (ver referencias en Etienne 1989). Este planteamiento presenta problemas debido a que los ejemplares de una misma especie, en diferentes ambientes, no siempre mantienen la misma morfología (Guillen *et al.* 1994). En cualquier caso, el volumen de las formas geométricas con las que se puede identificar cualquiera de estos taxones se calcula como producto entre el área de la base por la altura del individuo, multiplicado por una constante, variable según los casos. Si el área es calculada como cobertura horizontal sobre el suelo, como ocurre en nuestro caso, los resultados no se modifican al multiplicarlo por una constante. Únicamente cuando el área de la base se calcula a través de la longitud máxima y la longitud perpendicular a esta, el ajuste a un determinado sólido puede influir en la estima del biovolumen.

Las funciones ensayadas han sido cuatro: alométrica ($Y=aX^b$), lineal log-log ($\log Y=\log a+b \log X$), lineal simple ($Y=a+bX$) y lineal simple sin constante ($Y=bX$). Este ultimo caso se ha tenido en cuenta dado el tipo de variables consideradas (necesidad de que la función pase por el origen de coordenadas). La elección de la función apropiada para cada especie se ha realizado teniendo en cuenta el grado de significación de la misma y la comparación entre el coeficiente de determinación (R^2) y "fit index" (FI). Este ultimo, calculado para funciones no lineales, responde a la siguiente formula:

$$FI= 1- (\sum (y_i-\hat{y}_i)^2 / \sum (y_i-\bar{y})^2)$$

donde \hat{y}_i es el i th valor esperado de y_i (valor real) e \bar{y} es la media observada de y_i .

Debido a la formula utilizada para calcular el coeficiente de determinación (R^2) en funciones lineales sin constante, el valor de este es siempre superior que el correspondiente en la función con termino constante (Sen y Srivastava 1990). Por ello, en la comparación entre funciones lineales simples con y sin constante se ha elegido este ultimo cuando el termino constante no es significativamente distinto de cero ($p>0.01$). Para los cálculos estadísticos se ha utilizado el programa Systat (Wilkinson 1989).

3. Análisis climático

El clima puede ser considerado responsable de la diversidad de unidades fisionómicas desde una escala regional a continental, aunque su relación con la diversidad de especies a una escala local es más difícil de precisar (Neilson *et al* 1992). La clasificación fisionómica de las grandes unidades de vegetación en la tierra está claramente asociada a los patrones climáticos (Mooney 1977). Esta clasificación fisionómica es convergente bajo condiciones climáticas semejantes. Sin embargo el número de especies en unidades fisionómicas semejantes es muy diferente. A pesar de ellos es posible identificar algunos patrones de diversidad de especies a gran escala asociados a las características climáticas como por ejemplo la existencia de un gradiente latitudinal de la diversidad (Fischer 1961).

En general se acepta que el número de especies disminuye del ecuador a los polos (Fischer 1961). Según Diamond (1988) al menos 5 factores contribuyen a este gradiente: la disminución de la diversidad estructural de hábitats hacia los polos (MacArthur 1958; Pianka 1967), la disminución de la variedad y disponibilidad de recursos con la latitud, el gradiente de productividad (directamente relacionado con el aumento de la temperatura y la precipitación), el gradiente de perturbación en tiempos geológicos (según el cual estas han sido más violentas y han producido más extinciones en latitudes bajas) y el gradiente en la tasa de dispersión y especialización (Diamond 1976; Diamond y Gilpin 1983).

En el apartado II.1 se describieron someramente las principales características del clima mediterráneo dentro del cual se desarrolla el presente estudio. Se plantea ahora en primer lugar realizar un análisis más detallado de los principales aspectos climáticos y su relación con el gradiente altitudinal y de continentalidad (latitudinal y longitudinal) en las 50 localidades seleccionadas. En segundo lugar se analiza la relación existente entre la caracterización climática de las localidades estudiadas y sus valores de diversidad.

3.1. Caracterización climática de las localidades de estudio

La Fig. IV-2 muestra la clara correlación existente entre la altitud y la posición geográfica (latitud y longitud) de las 50 localidades de estudio. La altitud disminuye en el área según dos gradientes, uno norte-sur y otro este-oeste. La alta correlación entre

estos parámetros permite seleccionar la altitud como la principal fuente de variación que a su vez recoge el gradiente tanto latitudinal como longitudinal.

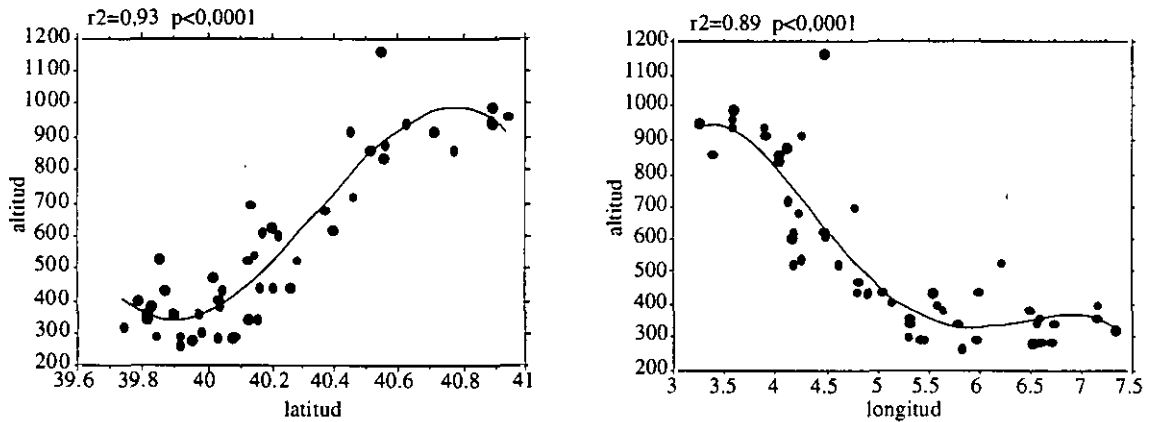


Fig. IV-2. Variación de la altitud (m s.n.m.) en función de la latitud (grados) y longitud (grados) en la zona de estudio.

En el capítulo sobre material y métodos se describieron los criterios y el modo de selección de una serie de estaciones climáticas con las que caracterizar, en la medida de lo posible, la climatología de las localidades. Como ya se comentó, el principal problema fue obtener un número elevado de estaciones apropiadas que dispusieran de datos fiables y de un número elevado de años.

Esto redujo el número de fronteras que se podían caracterizar de una manera aceptable a 12. La Fig. IV-3 muestra los diagramas climáticos elaborados para cada una de ellas. En estas gráficas puede observarse una general disminución de los valores mensuales de temperatura con la altitud. Considerando los valores anuales también se aprecia esta tendencia (Fig. IV.4). La temperatura media anual varía desde valores próximos a los 17°C para las estaciones más bajas (en torno a los 300

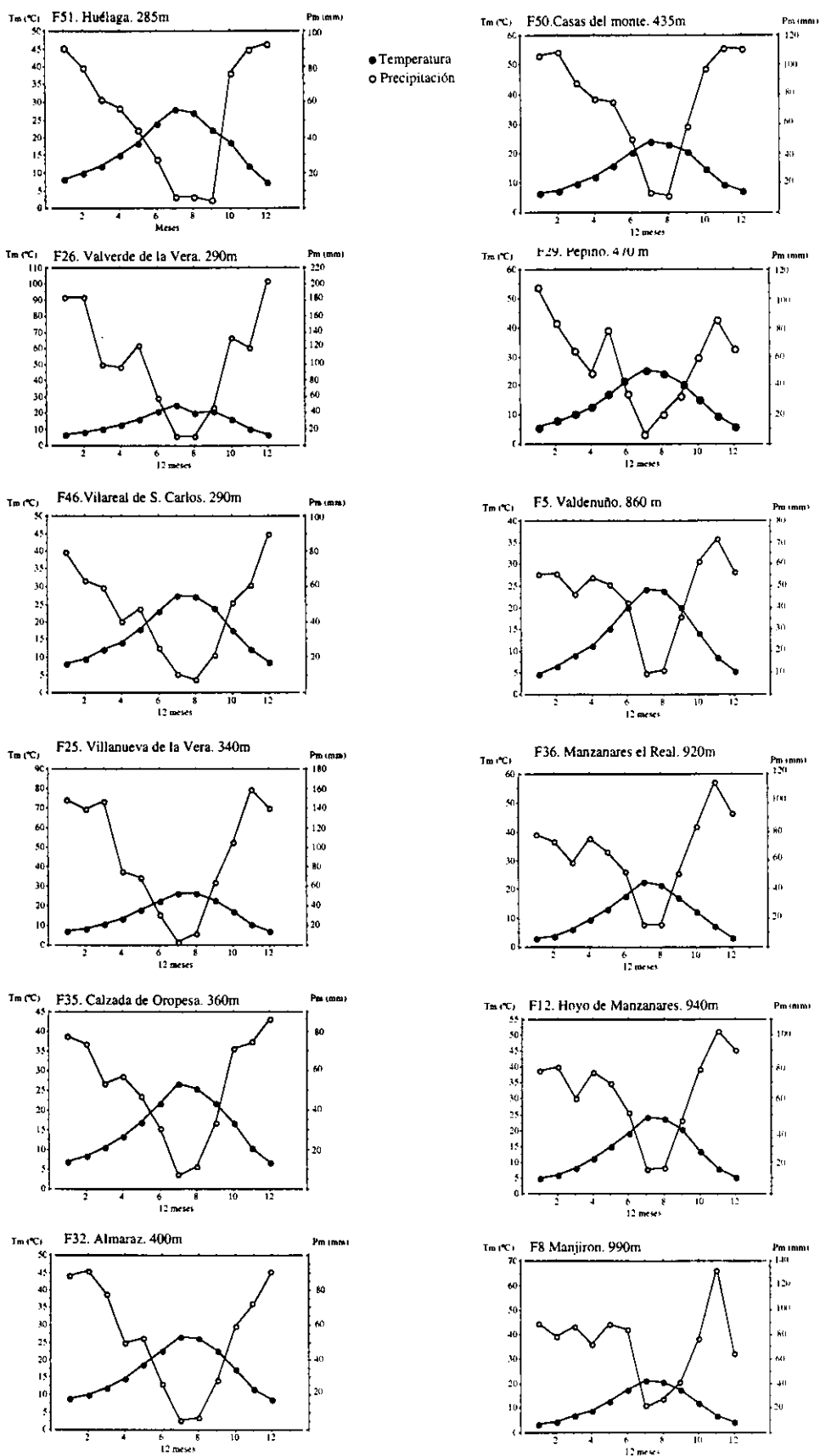


Fig. IV.3. Diagramas climáticos correspondientes a las 12 estaciones seleccionadas

m s.n.m.) hasta medias anuales de 8°C en el extremo superior del gradiente altitudinal (en torno a los 1200m). La precipitación sin embargo no tiene una clara correlación con la altitud. Puede verse como en las estaciones localizadas a menos de 500 m abarcan un rango de valores de precipitación muy alto. Es importante resaltar que las localidades pertenecientes a la región de La Vera (F25 y F26) tienen valores de precipitación muy altos en relación a su posición altitudinal (290 y 340 m respectivamente).

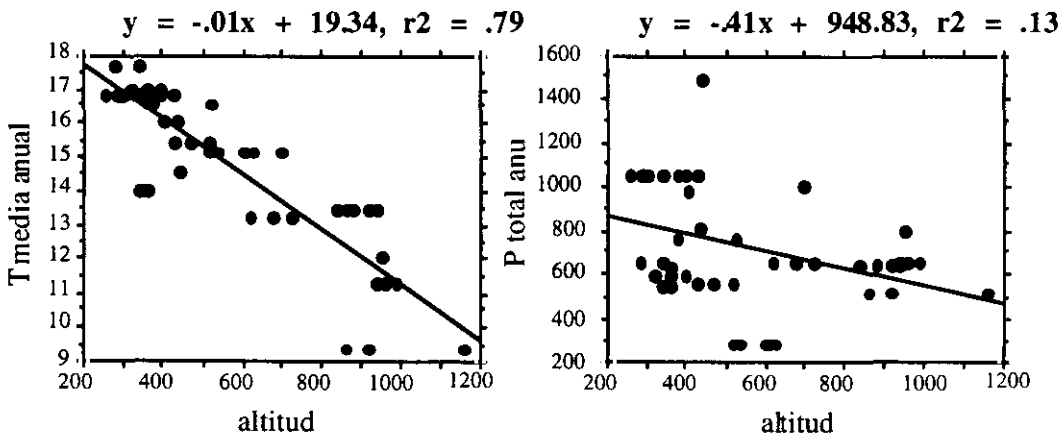


Fig. IV-4. Relación existente entre los valores de precipitación y temperatura y la variación altitudinal del territorio. La temperatura está altamente relacionada con el gradiente altitudinal. La precipitación sin embargo no muestra una relación clara.

La comparación entre los valores de precipitación y evapotranspiración mensuales (Fig. IV-5), informan sobre la variación del balance hídrico climático. La evapotranspiración potencial ha sido calculada con el método de Thornthwaite (1948) basado exclusivamente en datos de temperatura. El valor obtenido ha sido multiplicado por un factor de corrección en función de la latitud. Como puede observarse el periodo de déficit hídrico es generalmente menor en las altitudes superiores existiendo una correlación positiva entre estos dos parámetros ($r=0,59$ $p=0,04$).

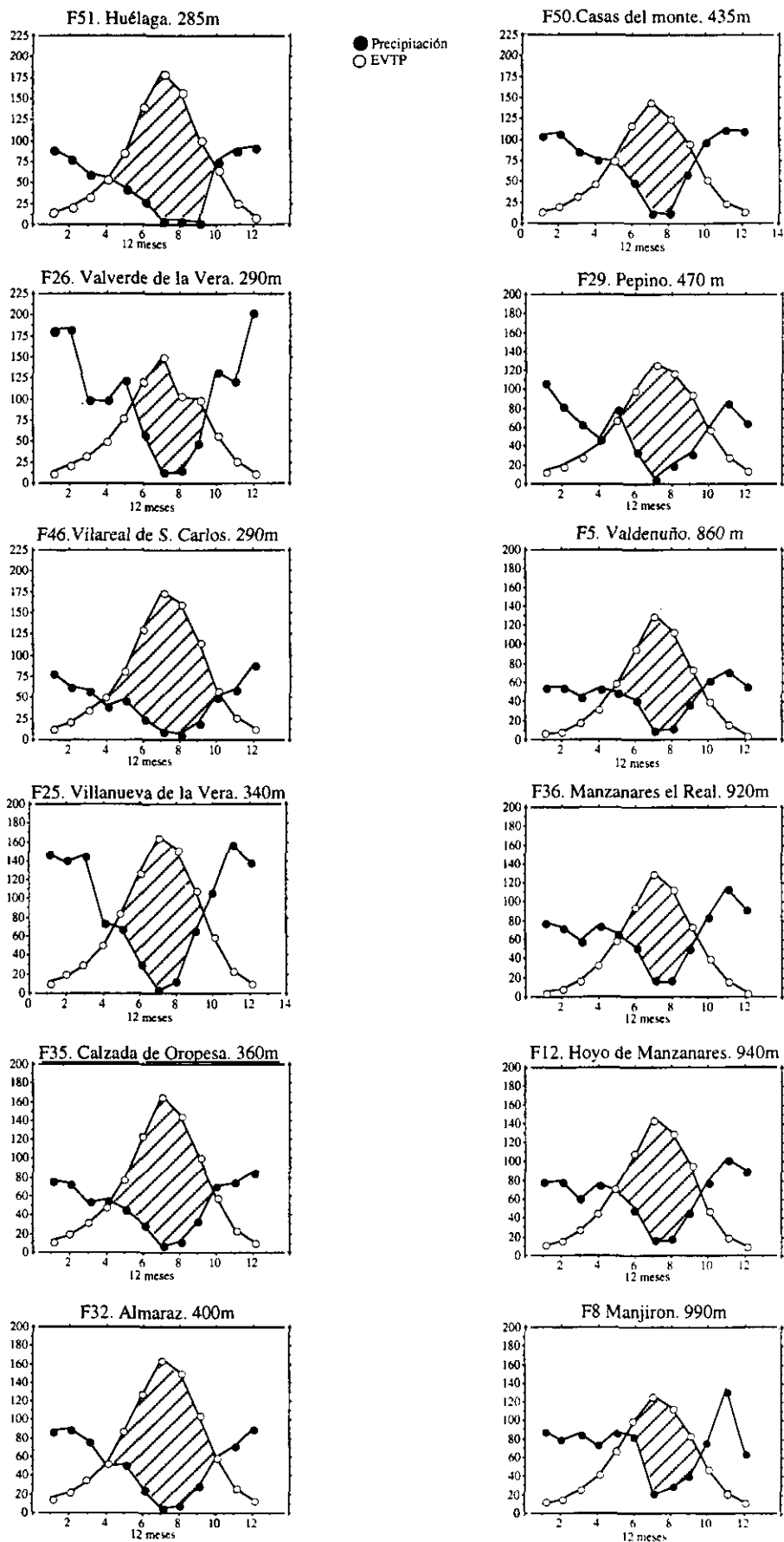


Fig. IV-5. Diagramas en los que se muestra la relación entre precipitación y evapotranspiración potencial en las 12 estaciones seleccionadas. Las zonas marcadas con trama indican el periodo de déficit hídrico.

Con respecto a la variación anual de la temperatura y la precipitación se observa como el ciclo térmico anual (Fig. IV-6) es perfectamente paralelo en todas las localidades. Independientemente de la altitud, los valores mínimos se obtienen en diciembre y enero, alcanzándose los máximos en julio. Con respecto a la precipitación se aprecia una mayor variabilidad. La distribución de la precipitación a lo largo del año no presenta un mismo patrón en todas las estaciones aunque se pueden definir algunas pautas generales. Los valores mínimos se obtienen generalmente en los meses de julio y agosto y los máximos en los de diciembre y enero, si bien hay algunas localidades que no se ajustan a este patrón. En los meses de diciembre y enero es cuando hay más diferencias entre las localidades. Estas van disminuyendo hasta hacerse mínimas en los meses de sequía estival (julio-agosto).

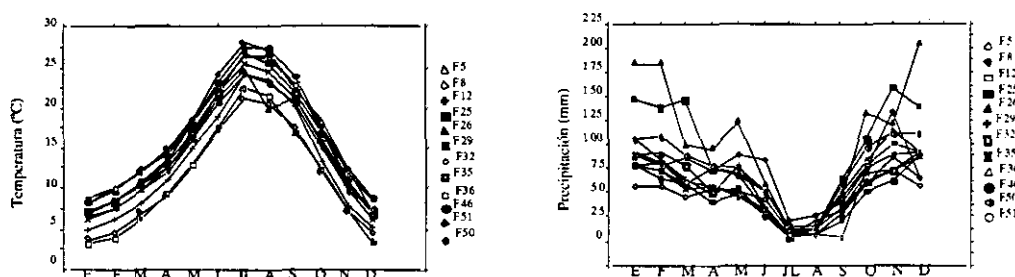


Fig. IV-6. Variación de la temperatura media anual y la precipitación total anual en las 12 estaciones consideradas

Utilizando la totalidad de variables climáticas de que se dispone (ver apartado II.3.4) se ha realizado una clasificación de las 12 fronteras. La primera división en el dendrograma resultante (Fig. IV-7) identifica dos grupos. Uno de ellos, que permanece constante en las siguientes divisiones (Grupo D) está formado por dos localidades caracterizadas por sus elevados valores de precipitación (1185 mm anuales). Se trata de las localidades 25 y 26 que como se comentó anteriormente se encuentran en la región de La Vera, de altitud en torno a los 300 m, donde las condiciones locales dan lugar a precipitaciones incluso superiores a las que se registran en las localidades más altas de las estudiadas. El resto de las observaciones se dividen a su vez en dos grupos. El primero de ellos incluye localidades con valores de precipitación inferiores a 700 mm. A su vez de este grupo se separa la localidad nº 5 (grupo A) por tener valores aún más bajos (550 mm) registrándose las lluvias en este caso mayoritariamente en los meses de

invierno, frente al resto de localidades (grupo B) con valores medios de 631 mm y un reparto de las lluvias fundamentalmente otoñal. Al segundo de los grupos (Grupo C) pertenecen localidades con valores de precipitación superiores (media de 828 mm). Es decir, exceptuando al grupo A por estar formado por una sola observación, pueden considerarse tres grandes grupos de localidades fundamentalmente diferenciables por sus valores de precipitación durante las estaciones de otoño e invierno, ya que el periodo de sequía estival es una constante en todas las localidades.

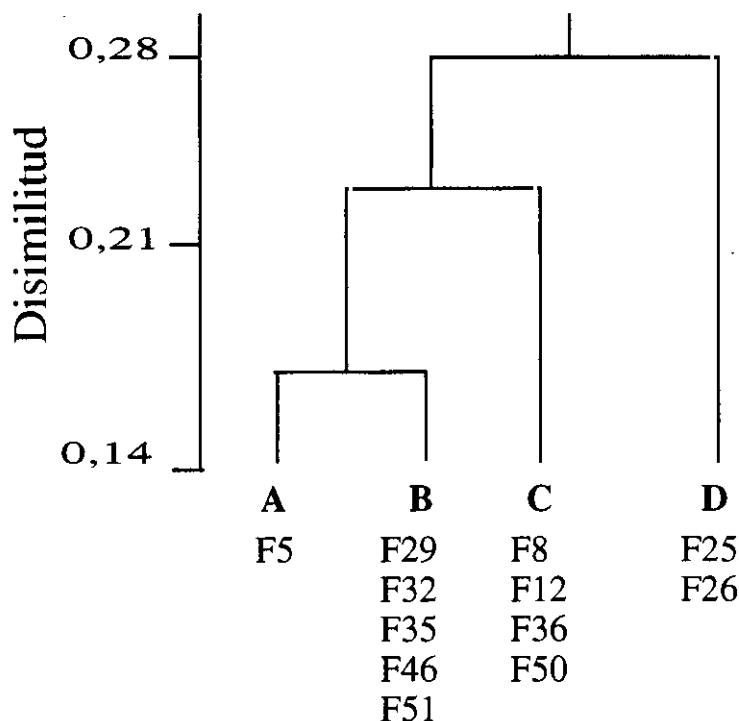


Fig. IV-7. Resultado del análisis de clasificación realizado con un total de 45 variables climáticas considerando las 12 localidades seleccionadas.

Con objeto de poder extender estas categorías al total de las 50 localidades de estudio se han calculado las distancias taxonómicas entre todos los pares posibles de localidades, en función de su posición altitudinal, latitudinal y longitudinal. De esta manera es posible conocer la "distancia" o el parecido por su situación geográfica entre las 12 fronteras caracterizadas climáticamente y el resto. Cada frontera ha sido asignada al grupo climático (A, B, C o D) en el que la distancia taxonómica con alguna de las que incluye el grupo sea la mínima posible. De esta manera es posible considerar las 50 localidades repartidas en tres grandes regiones en función principalmente de los valores

de precipitación (Fig. IV-8). En primer lugar la región de La Vera (grupo D), una banda relativamente estrecha de la mitad oriental de la Sierra de Gredos en la que la influencia atlántica determina unos valores muy elevados de precipitación (Font Tullot 1983). Por otro lado se identifica una amplia franja que abarca principalmente las partes altas de la sierra de Guadarrama (grupo C) con valores de precipitación intermedios y por último una banda con las localidades más bajas de Guadarrama y Gredos (grupo B) con precipitación inferior.

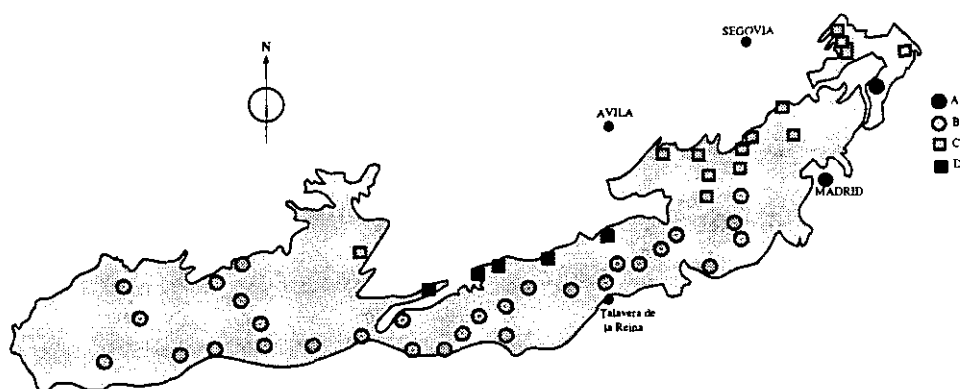


Fig. IV-8. Regiones climáticas obtenidas en base al análisis de clasificación

3.2. Relación con la diversidad

En cuanto a los valores de diversidad obtenidos en las localidades, no están correlacionados con su posición en el gradiente geográfico (altitud, latitud y longitud) del área de estudio no detectándose la tradicional disminución con la altitud resaltada por diversos autores (Diamond 1988; Antor Castellarnau *et al.* 1991; Montalvo *et al.* 1993). La causa puede encontrarse en el rango de altitudes consideradas que, aunque es grande (entre 300 y 1200 m aproximadamente), se centra en altitudes bajas (el 76% de las observaciones se sitúan por debajo de los 800 m) y siempre dentro de un ambiente fitoclimático constante.

En el caso de las zonas de pastizal, la relativa homogeneización de sus valores de diversidad (grado de organización) asociada al efecto del uso de herbívoros, que se

describió en el capítulo anterior podría a su vez condicionar la independencia del gradiente altitudinal.

Con respecto a las zonas de monte únicamente se observa una cierta variación de la diversidad por efecto de la orientación de la ladera, siendo más diversas las zonas con orientación norte y oeste que las sur y este. La orientación de la frontera es un importante factor regulador de sus características microclimáticas (Matlack 1993a). El menor déficit hídrico que en general tienen las zonas de umbría puede favorecer los valores de diversidad.

El análisis de la variación del cociente $H'(\text{monte})/H'(\text{pastizal})$ en el área muestra una cierta relación con la posición latitudinal ($R=0,298$ $p=0,002$) y la temperatura media anual ($R=-0,306$ $p=0,0291$), variables que a su vez están altamente correlacionadas. A medida que aumenta la temperatura, la diversidad del pasto tiende a ser mayor que la del monte. En ambientes fríos las comunidades de monte son capaces de mantener valores de diversidad superiores a los de los pastizales contiguos, mientras que en situaciones más térmicas son los pastizales los que alcanzan valores más altos. Las diferencias a favor del monte se hacen así mayores cuanto más frío es el ambiente. Estas diferencias son más notorias en las fronteras orientadas hacia el norte o noroeste, en general más frías y de mayor humedad. Surge así la idea del posible efecto amortiguador del monte proporcionando unas condiciones microclimáticas más templadas que permiten un mejor desarrollo de la vegetación herbácea. Las zonas de orientación norte, donde las condiciones climáticas son más rigurosas y la temperatura puede ser un factor limitante para la diversidad, es donde puede observarse con mayor facilidad este efecto (Matlack 1993a).

Con respecto a los valores de diversidad de los grupos climáticos obtenidos pueden obtenerse algunos resultados. Las localidades de las zonas de menor altitud (B) y mayor déficit hídrico tienen valores de diversidad general de la localidad o del monte inferiores a las situadas en zonas más altas (grupo C) con un periodo de déficit hídrico menor. Los otros grupos tienen valores intermedios. Las zonas de pastizal por el contrario no permiten establecer diferencias entre los grupos (Tabla IV-2). Dentro del ambiente fitoclimático y el rango de altitudes considerado, la diversidad de la frontera y en concreto de las zonas de monte está afectada por los valores de precipitación y el periodo de déficit hídrico. Las diferencias altitudinales relacionadas con los valores de temperatura no son suficientes para afectar a la diversidad. En estrés hídrico se considera en este caso el factor limitante.

Tabla IV-2. Diferencias entre los 4 tipos climáticos observados con respecto a la diversidad total de la localidad, la del monte, la del pasto y una serie de variables climáticas (Test LSD).

	<i>H'</i> <i>localidad</i>	<i>H'</i> <i>Monte</i>	<i>H'</i> <i>Pasto</i>	<i>Alt.</i> <i>(m)</i>	<i>T^a</i> <i>(°C)</i>	<i>P</i> <i>(mm)</i>	<i>DH</i> <i>(meses)</i>
<i>A</i>	5,05 ab	4,80 ab	4,65 a	860 a	13,4 ab	515,0 b	3,05 ab
<i>B</i>	5,41 b	4,77 b	5,12 a	419 b	16,1 a	689,8 b	3,96 a
<i>C</i>	5,65 a	5,19 a	5,16 a	871 a	12,1 b	637,9 b	2,49 b
<i>D</i>	5,40 ab	4,59 ab	5,05 a	378 b	15,9 a	1225 a	3,05 b

4. Análisis de las características edáficas

4.1. Valores obtenidos y relación con otras variables

Los análisis físico-químicos de los suelos (ver apartado II.3.2) en las zonas de estudio permiten obtener una serie de observaciones generales sobre sus características.

Dentro del área se observa un claro predominio de los suelos franco arenosos (68% del total de las muestras) con un bajo contenido en limos (inferior al 35%) y un alto contenido en arena, lo que confiere a estos suelos una estructura de buenas características hídricas. Son poco frecuentes los suelos francos y arenoso-francos (13 y 15% del total respectivamente), teniendo los suelos de estructura limosa y franco-arcillo-arenosa una frecuencia aún más baja (2 y 3% respectivamente). La fracción de gravas (entre 2 mm y 2 cm) puede ser en ocasiones importante (25-30% del peso total) lo que favorece en estos suelos el drenaje interno.

Comparando los valores obtenidos en monte y pastizal es posible establecer algunas diferencias. Estas en parte pueden estar influidas por la existencia de una variación geomorfológica ya que, como ya ha sido mencionado anteriormente, las zonas de monte ocupan siempre la parte superior de la ladera, y los pastizales la inferior.

En el 76% de las localidades de estudio, el sector perteneciente a una área de monte y el de pastizal en contacto con él tienen una misma clasificación textural. Sin embargo, los montes son significativamente más arenosos y con mayor contenido en gravas y piedras, teniendo los pastizales un mayor contenido en arcilla. Las diferencias en cuanto a la posición geomorfológica de montes y pastizales son en gran medida responsables de este resultado (Bernáldez y Pineda 1980; Bernáldez *et al.* 1981; Sastre *et al.* 1982; Pineda 1989) Los valores de estos parámetros en ambos sectores están correlacionados positivamente de manera que cuanto mayor es el contenido en gravas o piedras en la zona de monte mayor lo es también en el pastizal. No se observan diferencias significativas en el contenido de limos aunque nuevamente los valores de este parámetro en monte y pastizal están altamente correlacionados (ver tabla IV-3).

Estas diferencias determinan que la capacidad de campo y el agua útil sea significativamente mayor en pastizales debido fundamentalmente a su mayor porcentaje de arcillas. Los valores de estos parámetros en las zonas de monte están altamente correlacionados con los obtenidos en pastizales ya que estos dependen principalmente

de la textura del suelo la cual como se vio anteriormente muestra también una correlación significativa monte-pastizal.

Con respecto al contenido en elementos principales y secundarios, las zonas de pastizal son significativamente más ricas en sodio, hierro y nitrógeno, siendo el contenido en nitrógeno lo que posiblemente condiciona su mayor conductividad. Las zonas de monte tienen mayor contenido en manganeso total y aluminio intercambiable causa de su mayor capacidad de cambio.

Como ya se ha mencionado, tanto si existen o no diferencias significativas entre los dos subsistemas, los valores obtenidos en monte y pastizal están en general altamente correlacionados. Unicamente las concentraciones de sodio, hierro, cobre asimilable y la conductividad varían de forma independiente en ambos subsistemas.

Las 50 localidades estudiadas se localizan en un gradiente geográfico que como se vio en el apartado anterior se refleja claramente por variaciones altitudinales. Algunas variables responden a este gradiente tanto en montes como en pastizales (Tabla IV-4). Así por ejemplo el contenido en calcio, manganeso y zinc aumenta con la altitud en ambos sistemas. Las zonas de monte reflejan un aumento en el porcentaje de arenas y el pH con la altitud, mientras que disminuyen las arcillas, piedras y la capacidad de cambio. En el caso de los pastizales se observa un aumento de nitrógeno, hierro, materia orgánica y punto de marchitez.

4. Análisis de las características edáficas

Tabla IV-3. Comparación de los valores medios de distintas variables físicas y químicas de los suelos de monte y pastizal (test de Ficher). Se indican los valores de significación $p < 0,05$. Se ha calculado el coeficiente de correlación lineal entre montes y pastizales. NS= correlación No Significativa.

	Valor medio Monte	Valor medio Pastizal	Comparación de medias Monte-Pastizal		Correlación Monte-Pastizal	
			T pareada	p(2 tails)	r	p
Ca asimilable	2,7970	2,8100	-0,055	NS	0,805	0,0001
Mg asimilable	0,8620	0,8840	-0,343	NS	0,915	0,0001
Na asimilable	0,0310	0,0470	-2,652	0,0108	-0,008	NS
K asimilable	0,2160	0,2400	-1,490	NS	0,529	0,0001
Fe asimilable	45,347	88,644	-3,057	0,0036	0,069	NS
Mn asimilable	39,248	46,624	-0,979	NS	0,537	0,0001
Zn asimilable	2,8320	3,0060	-0,873	NS	0,443	0,0013
Cu asimilable	0,0800	0,2000	-1,520	NS	0,030	NS
Al asimilable	49,000	39,000	2,007	NS	0,548	0,0001
Nitrógeno	0,1070	0,1340	-2,361	0,0223	0,291	0,0400
Arena (%)	65,640	62,400	2,562	0,0135	0,749	0,0001
Arcilla (%)	9,4200	10,180	-2,019	0,0490	0,838	0,0001
Limo (%)	24,900	26,980	-1,905	NS	0,717	0,0001
Piedras (%)	6,2180	3,4810	2,677	0,0101	0,475	0,0005
Gravas (%)	20,022	15,834	2,927	0,0052	0,433	0,0017
C.Campo (%)	13,064	15,604	-2,736	0,0086	0,371	0,0080
I.Marchitez (%)	6,7360	7,4200	-0,920	NS	0,190	0,0001
Ca Total	1,35E ³	1,58E ³	-1,190	NS	0,642	0,0001
Agua útil	6,3280	8,1840	-3,153	0,0028	0,279	0,0050
Mg Total	3,72E ³	3,87E ³	-0,547	NS	0,599	0,0001
Na total	235,60	257,90	-1,993	0,0518	0,754	0,0001
K Total	6,14E ³	6,12E ³	0,054	NS	0,846	0,0001
Fe Total	1,81E ⁴	1,78E ⁴	0,250	NS	0,751	0,0001
Mn Total	343,92	295,30	2,451	0,0179	0,748	0,0001
Zn Total	61,080	58,840	0,820	NS	0,714	0,0001
Cu Total	8,0400	7,0200	0,796	NS	0,701	0,0001
Al Total	2,85E ⁴	2,84E ⁴	0,055	NS	0,597	0,0001
P Total	342,14	368,22	-1,385	NS	0,864	0,0001
Materia Orgánica	2,7160	3,0380	-1,279	NS	0,305	0,0313
Conductividad	350,95	438,56	-3,460	0,0011	0,008	NS
H ⁺	0,1900	0,1740	0,587	NS	0,374	0,0075
Al intercambio	0,1120	0,0660	2,447	0,0180	0,374	0,0010
pH	5,9690	6,0150	-1,045	NS	0,453	0,0001
Cat. de cambio	3,9060	3,6500	-0,267	NS	0,854	0,0001
Cap. cambio	0,3020	0,2400	1,461	NS	0,544	0,0001

Tabla IV-4. Correlación de las variables edáficas analizadas con la altitud. Se muestra el valor del coeficiente de correlación lineal (r) y su nivel de significación ($p < 0,05$) calculado para los sectores de monte y pastizal. Las variables que no han mostrado correlación significativa ni con montes ni con pastizales no han sido incluidas en la tabla.

	Monte		Pastizal	
	r	p	r	p
Arena (%)	0,296	0,036	-0,036	NS
Arcilla (%)	-0,303	0,032	-0,730	NS
Piedras (%)	-0,319	0,024	0,209	NS
pH	0,311	0,027	0,127	NS
Capacidad de cambio	-0,319	0,024	-0,103	NS
Ca total (mg/kg suelo)	0,557	0,001	0,463	0,0007
Mn total (mg/kg suelo)	0,478	0,001	0,659	0,0001
Zn cambiante (meq/100g)	0,321	0,023	0,675	0,0001
Nitrógeno total (%)	-0,070	NS	0,424	0,0020
Fe cambiante (meq/100g)	0,050	NS	0,359	0,0100
Materia orgánica (%)	-0,060	NS	0,379	0,0060
Punto de Marchitez	-0,216	NS	0,284	0,0450

El aumento del pH con la altitud es contradictorio a los resultados obtenidos en otros trabajos (Sastre *et al.* 1982; Montalvo 1992) en los que el pH desciende con la altitud, asociado a un aumento de las precipitaciones y a una disminución de las temperaturas. El aumento observado en nuestro caso puede estar asociado a la disminución del contenido en arcillas, más que a variaciones climáticas, ya que en general los suelos con elevado contenido en arcilla tienen una mayor reserva de acidez que los suelos arenosos (Douchafour 1975).

La variación de la materia orgánica ha sido ya observada por otros autores para el Sistema Central (Jiménez Ballesta y Guerra 1975; García Álvarez 1989; Montalvo 1992). La disminución de la temperatura y la mayor disponibilidad hídrica son posiblemente los factores que lo determinan. El aumento significativo del índice de marchitez en función de la altitud puede deberse en gran parte a este aumento de la materia orgánica (Tate III 1987).

Para el resto de variables no es posible identificar una clara relación causa efecto y las correlaciones observadas pueden deberse en gran medida a la aleatoriedad.

En base a los datos disponibles se pretende tipificar los sectores tanto de monte como de pastizal. Para ello se ha realizado un análisis de clasificación (UPGMA) considerando tanto los 50 sectores de monte como los 50 de pastizal y el total de variables analizadas que se muestran en el anexo II. La Fig. IV-9 muestra el dendrograma resultante según el nivel de corte indicado por el análisis de amplitud de nicho promedio. Según este análisis la máxima heterogeneidad se consigue considerando 6 grupos. Se observa la existencia de 4 grupos principales, ya que los

grupos 4 y 6 están formados por una o dos observaciones respectivamente. Todos los grupos son mixtos, es decir incluyen observaciones tanto de monte como de pastizal.

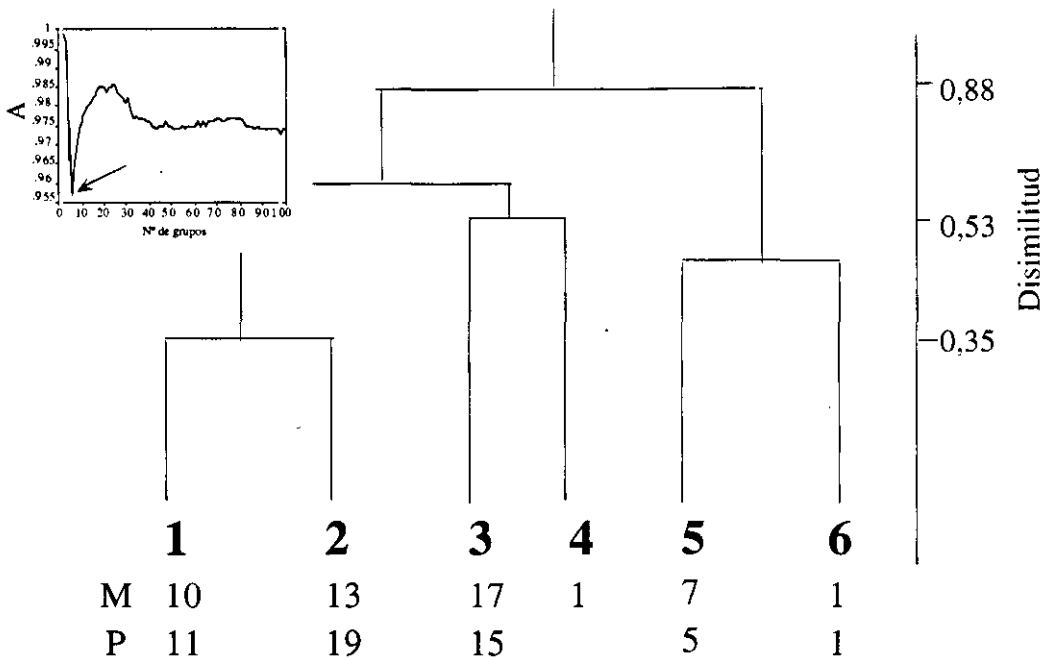


Fig.. IV-9. Dendrograma de clasificación de 50 sectores de monte y 50 de pastizal realizado a partir del total de variables adáficas analizadas. Se indica el número de sectores de cada grupo pertenecientes al sector de monte o pastizal. El nivel de corte en el dendrograma ha sido obtenido en base al análisis de amplitud de nicho promedio.

No se observa relación entre los grupos obtenidos y la posición geográfica de las observaciones en el área de estudio. Tampoco se observa una clara correspondencia con los tipos climáticos que se describieron en el apartado anterior.

El dendrograma permite distinguir en primer lugar la existencia de dos grandes grupos de suelos. Por un lado los suelos con buena capacidad de retención hídrica, en general ricos en elementos como calcio, manganeso, zinc, sodio, fósforo, hierro, nitrógeno y materia orgánica (grupos 1, 2, 3 y 4). Y por otro lado los suelos muy pobres en nutrientes y materia orgánica, con un pH en general más bajo y unas malas condiciones para retener agua ya que se trata en general de suelos muy arenosos con un elevado porcentaje de cantos (Grupos 5 y 6). Este segundo grupo incluye únicamente un 14% de las observaciones. Dos de ellas, una de monte y otra de pastizal, pertenecientes a una misma localidad, se separan de resto ya que aun siendo suelos muy

pobres tienen una mayor capacidad de cambio que favorece la disponibilidad de nutrientes para las plantas.

Dentro del grupo general que incluye los suelos ricos con alta capacidad de campo, es posible establecer también algunas diferencias referentes a la textura del suelo. Así las observaciones pertenecientes a los grupos 3 y 4 tienen suelos más arcillosos y con mayor contenido en limos que los grupos 1 y 2 en general con un mayor porcentaje de arenas. Los suelos limosos y arcillosos son a su vez más ricos en la mayoría de los elementos medidos (Na, K, Fe, Mn, Zn, Cu, Al) que los suelos arenosos. El grupo 4 está formado por un sector de monte con unos elevados valores en cuanto al contenido en limos; se considera un caso excepcional dentro del área de estudio. Los suelos más arenosos son en general más pobres (grupos 1 y 2). De ellos el grupo 2 con un mayor contenido en arcillas es algo más rico en cationes cambiables.

La tabla IV-5 muestra las variables que contribuyen a diferenciar conjuntamente a los 6 grupos. En general se observa la importancia de las características texturales y su influencia en la capacidad de retención hídrica del suelos. Según las diferencias observadas, los sectores pertenecientes a los grupos 2 y 3 (64% de las observaciones) son los que presentan unas mejores propiedades en cuanto a su capacidad para retener el agua. En los dos casos se trata de suelos muy arcillosos, el grupo 2 se diferencia por un mayor contenido en arenas, mientras que el 3 tiene más limos. El resto de los grupos (1, 4, 5 y 6) tienen una capacidad de retener agua significativamente menor debido probablemente a los elevados valores de arenas que en ellos se obtienen. En los tres casos se trata de suelos muy pobres en limos y en elementos como manganeso, sodio o calcio. El grupo 1 se caracteriza por la pobreza en estos elementos, aunque por el contrario son suelos ricos en zinc. Los tipos 5 y 6 son en general muy parecidos y aunque los valores de variables como el manganeso, zinc o calcio no presentan diferencias significativas entre los dos grupos, se observa una mayor pobreza en el tipo 6. El grupo 4 puede considerarse un caso muy excepcional en el área de estudio al estar formado por una sola observación. Se trata como se comentó anteriormente de una zona de monte extraordinariamente rica en limos.

Tabla IV-5. Test de comparación múltiple de medias (LSD) de las variables edáficas considerando los 6 grupos resultantes del análisis de clasificación. Las letras a y b indican la existencia de diferencias significativas entre los grupos.

	<i>Grupo 1</i>	<i>Grupo 2</i>	<i>Grupo 3</i>	<i>Grupo 4</i>	<i>Grupo 5</i>	<i>Grupo 6</i>
<i>Ca cambiabile</i>	2,07 b	3,99 a	2,85 ab	0,5 ab	1,33 b	0,5 ab
<i>Mn cambiabile</i>	0,48 b	1,21 a	1,04 a	0,21 ab	0,34 b	0,13 ab
<i>Na cambiabile</i>	0,02 b	0,05 a	0,04 ab	0,02 ab	0,02 b	0,02 ab
<i>Zn cambiabile</i>	3,55 a	2,72 bc	3,08 ab	3,9 abc	2,03 c	1,55 bc
<i>Mn total</i>	2430 c	3767 b	5836 a	4383 abc	1341 cd	633 d
<i>P total</i>	292 b	452 a	422 a	172 abc	9,8 c	57,5 bc
<i>Arena</i>	67,7 a	65,2 a	57,8 b	39 b	69,6 a	82 a
<i>Arcilla</i>	7,19 b	10,4 a	12,1 a	11,0 b	7,5 b	4,0 b
<i>Limo</i>	25,1 bc	24,3 c	29,3 b	50 a	22,6 c	14 c
<i>Cap. campo</i>	12,1 b	15,5 a	16,7 a	14 ab	9,6 b	7,4 b

4.2. Relación con la diversidad

La teoría de la perturbación intermedia según la cual la diversidad alcanza su máximo para niveles intermedios de perturbación, disminuyendo cuando esta es muy alta o muy baja (Loucks 1970; Grime 1973; Connell 1978; Petraitis *et al.* 1989) es también aplicable para variaciones de parámetros físicos (Fresco 1988) como el pH (van der Maarel y Leertouwer 1967) o la cantidad de nutrientes (Tilman 1983; Peet y Christensen 1988). De esta manera se plantea la posibilidad de una relación unimodal entre la diversidad medida en los sectores de monte y pastizal y las características edáficas.

La diversidad en las zonas de pastizal nunca muestra relación con las variables edáficas (Tabla IV-6). Nuevamente se plantea el uso de los herbívoros como el principal factor regulador de la diversidad en estas zonas. Por el contrario, en los sectores de monte aparecen algunas correlaciones significativas. Por ejemplo se observa correlación negativa con el contenido en aluminio, sodio, protones y la capacidad de cambio. Es conocido el efecto tóxico que una elevada concentración de aluminio cambiabile puede ejercer sobre el desarrollo de las plantas. El exceso de aluminio determina una disminución del crecimiento de la mayoría de las especies vegetales al producir alteraciones importantes del meristemo de las raíces. El umbral de toxicidad se sitúa en torno a los 50 mg/kg de suelo en la mayoría de los suelos, aunque este umbral está en torno a los 100 mg/kg de suelo en las zonas ricas en materia orgánica ya que los

complejos solubles Al-materia orgánica son poco utilizables por los vegetales (Lefèvre-Drouet 1967). Un 29% de los sectores analizados presentan valores que superan los 50 mg/kg suelo, aunque no puede hablarse en estos casos de toxicidad ya que se trata de zonas de alto contenido en materia orgánica. Este efecto únicamente se observa en 4 fronteras (8% de las localidades), las cuales superan los 100 mg/kg de suelo. Sólo en estos casos podrían asociarse los valores bajos de diversidad a un alto contenido en aluminio de intercambio. Las cuatro localidades con estos valores se encuentran muy dispersas en el área de estudio. Estos valores suelen estar indicando una cierta contaminación de los suelos en la mayoría de los casos consecuencia de la lluvia ácida (Elsworth 1996). La existencia de estas localidades con baja diversidad y altos contenidos en aluminio es las responsables de obtener una correlación significativa ya que si se eliminan estas 4 localidades la correlación deja de ser significativa. Es decir unos valores de aluminio fuera de los rangos considerados como normales pueden producir una disminución de la diversidad al tratarse de zonas contaminadas. Dentro de los valores estándar de este parámetro no es posible identificarlo como un factor regulador de la diversidad.

De igual manera, dentro del rango de valores obtenidos, no se ha encontrado ninguna referencia sobre el papel de variables como el sodio, la capacidad de cambio o los protones en los valores de diversidad. De hecho el rango de valores obtenidos para estas variables está dentro de los considerados como normales para este tipo de suelos de manera que la correlación encontrada con la diversidad pueden ser debidas a azar.

Tabla IV-6. Valores de correlación significativos ($P < 0,05$) entre las variables edáficas analizadas y los valores de diversidad obtenidos tanto en los sectores de monte como en los de pastizal. Únicamente se presentan las variables edáficas que muestran alguna correlación significativas. NS=correlación no significativa.

	<i>Diversidad total</i>	
	Monte	Pastizal
<i>Na camb</i>	$r = -0,288$ $p = 0,040$	NS
<i>Al camb</i>	$r = -0,374$ $p = 0,037$	NS
<i>H+</i>	$r = -0,307$ $p = 0,030$	NS
<i>Cap.camb</i>	$r = -0,349$ $p = 0,013$	NS

Con respecto a los 6 grupos obtenidos según el análisis de clasificación, no es posible identificar a nivel general diferencias de diversidad entre ellos (Tabla IV-7). Sin embargo si se consideran separadamente los sectores de monte de los de pastizal se observa una cierta relación entre la diversidad y las características edáficas que afecta únicamente a las zonas de pastizal. Así se observa que los pastizales pertenecientes al grupo 2 en los que la textura permite una alta retención hídrica (capacidad de campo)

son los más diversos. Los pastizales en zonas más arenosas (grupo 1) tienen valores de diversidad significativamente inferiores. El grupo 6 que incluye suelos también arenosos pero más pobres en nutrientes son los que tienen valores de diversidad más bajos. El resto de los grupos tienen valores de diversidad que no son significativamente distintos.

Tabla IV-7. Valores de diversidad en los sectores de pastizal pertenecientes a los 6 grupos de suelos definidos. Las letras indican diferencias entre los grupos (Test LSD). El grupo 4 está formado por una sola observación perteneciente a un sector de monte por lo que no ha sido incluido.

	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5	Grupo 6
<i>H'pastizal</i>	4,97 b	5,23 a	5,10 ab	-----	5,26 ab	4,20 c

En todo caso, las diferencias observadas no son lo suficientemente claras como para relacionar la diversidad en pastizales con las características hídricas del suelo. De hecho el grupo 5 incluye suelos con una capacidad de campo significativamente inferior a la observada en los grupos 2 y 3 y sin embargo no hay diferencias significativas de diversidad entre ellos.

5. Presencia de herbívoros.

En este apartado se describen las localidades de estudio en función de la cantidad de excrementos por m², diferenciando entre lagomorfos, ovinos y bovinos. Únicamente han sido considerados estos tres tipos de herbívoros por ser los principales usuarios de estas zonas.

Se pretende describir en primer lugar la densidad de excrementos en los sectores de monte y pastizal de las 50 localidades estudiadas, analizando la relación existente entre los valores obtenidos y las diferencias geográficas, climáticas y edáficas entre las localidades y su influencia sobre los valores de diversidad. Se plantea conocer si la diversidad en las fronteras puede estar relacionada con diferencias en cuanto al tipo y la intensidad de uso al que están sometidas. Además se pretende identificar la escala de muestreo a la cual se expresa la posible relación existente entre ambos parámetros. Por este motivo se analizará la relación entre estos dos parámetros considerando el sector, la parcela o la banda como unidad de análisis.

En segundo lugar, se analiza la distribución de los herbívoros a lo largo de las fronteras. Se plantea que no solo la intensidad de la herbivoría, sino también su distribución en las fronteras puede ser responsable tanto de la estructura interna de estas zonas como de los valores globales de diversidad y su distribución a lo largo de las fronteras. Este apartado se centra en describir la distribución de los herbívoros en las fronteras y su efecto sobre los valores globales de diversidad. En capítulos posteriores se analizará su relación con la variación interna de la diversidad o la estructura florística (capítulo VI). Este análisis se realiza considerando la densidad de excrementos en las 24 bandas que forman los transectos de muestreo.

Numerosos autores proponen una respuesta unimodal de la diversidad con respecto a la variación de factores bióticos como la herbivoría (Harper 1969; Zeevalking y Fresco 1979; Naveh y Whittaker 1979; Dirzo 1985). De esta manera existe un valor óptimo de presión de herbívoros para la cual la diversidad alcanzada es la máxima posible. Valores inferiores o superiores producen una disminución de la diversidad. Numerosos estudios han demostrado la primera mita de esta gráfica en pastizales mediterráneos (Naveh y Whittaker 1979; Montalvo *et al.* 1991). La presión de los herbívoros disminuye la competencia entre las especies vegetales favoreciendo un aumento de los valores de diversidad. En este caso un sistema con alta tasa de renovación alcanza unos valores muy altos de diversidad en contraposición a las teorías

clásicas del aumento de la diversidad al aumentar la madurez ecológica (Margalef 1969, 1974). La respuesta se encuentra en el efecto de los herbívoros responsables de un alto flujo energético en estas zonas con la consiguiente disminución de la competencia interespecífica. De todas formas, en este mismo tipo de comunidades definidas por la existencia de una cierta presión ganadera se ha observado un aumento de la diversidad con la sucesión (Pineda *et al.* 1981a; Casado *et al.* 1988) aunque varíe el grado de consumo por los herbívoros (Casado *et al.* 1985).

Con respecto a la distribución de los herbívoros en las zonas de fronteras son pocos los trabajos realizados. Sólo se han encontrado referencias a la distribución de lagomorfos en fronteras entre monte y pastizal en las que los conejos centran su actividad en la zona de contacto entre los dos sistemas (Bartholomew 1970).

5.1. Densidad de excrementos en montes y pastizales

La Fig. IV-10 muestra el rango de valores de densidad de excrementos de lagomorfos, ovinos y bovinos en los montes y pastizales del área de estudio. Este rango es amplio para los tres tipos de herbívoros diferenciados, si bien la mayoría de las localidades presentan unos valores semejantes y en general bajos. Aunque la clase más frecuente para cada herbívoro es la misma en montes y pastizales, el rango total de valores es siempre más amplio en las zonas de pastizal lo cual resulta lógico dado el uso ganadero de estas zonas. Las zonas de pastizal lógicamente tienen capacidad para soportar una mayor densidad de herbívoros.

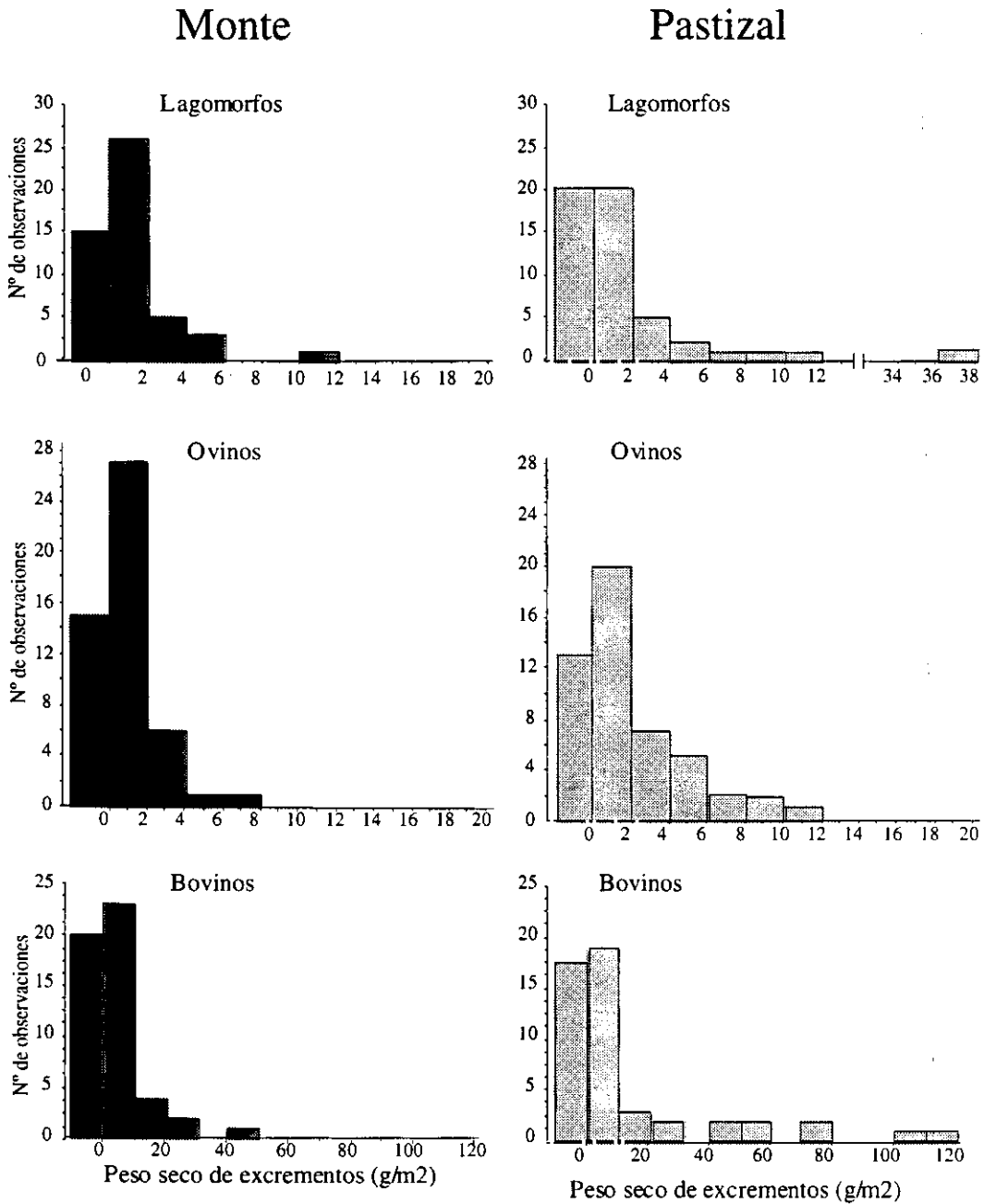


Fig.. IV-10. Histogramas de distribución de la densidad de excrementos de lagomorfos, ovinos y bovinos en g/m^2 en los sectores de monte y de pastizal del área de estudio. Cada clase incluye el valor más alto. De esta manera la primera barra en los histogramas indica el número de sectores en los que no se han encontrado excrementos del herbívoro correspondiente.

Mediante una T pareada se han comparado los valores obtenidos en monte y pastizal para cada una de las 50 localidades de estudio. Las zonas de pastizal tienen valores significativamente mayores de excrementos de oveja ($T=3,198$, $P=0,0024$) y vaca ($T=4,25$, $P=0,0001$) que los montes. No hay diferencias en cuanto a la densidad de excrementos de lagomorfos.

Con respecto al gradiente geográfico del área de estudio se observa que las ovejas son más abundantes en las localidades más bajas ($r=0,45$; $p<0,05$), disminuyendo a medida que aumenta la altitud. Las zonas más bajas con temperaturas suaves pueden ser más apropiadas para este tipo de ganadería. Además la zona de Gredos en la que las localidades tienen altitudes inferiores mantienen en general una mayor ruralización que conserva la ganaderías de tipo lanar, mientras que por el contrario en la zona de Guadarrama está más extendida la ganadería de vacunos (R. Colmenares, comunicación personal). La cantidad de excrementos de los otros herbívoros considerados no muestran variación dependiente de su posición geográfica.

Se han observado algunas correlaciones significativas entre la densidad de excrementos y los contenidos en algunos elementos del suelo como sodio, manganeso, nitrógeno o cantidad de materia orgánica (Tabla IV-8). Las correlaciones son siempre positivas de manera que una mayor densidad de excrementos se corresponde con un mayor contenido de estos elementos. Aun así, es importante resaltar que los valores de correlación son en general muy bajos y dependen del tipo de herbívoro considerado. Así el aumento de excrementos de conejos está asociado a un mayor contenido en calcio mientras que en el caso de las ovejas las correlaciones se dan con sodio y potasio. Los excrementos de vaca tienen correlación con algunos elementos cambiables (Fe, Mn, Zn, Cu), la cantidad de nitrógeno y el contenido en materia orgánica.

Estos resultados son en algunos casos difíciles de interpretar por la falta de referencias y estudios en este sentido. La presencia de ganado y especialmente de vacunos produce lógicamente una nitrificación del suelo por el alto contenido en nitrógeno de los excrementos. Sin embargo las correlaciones observadas con elementos como hierro, manganeso, sodio etc no pueden considerarse directamente asociadas a un aporte de estos elementos a partir de los excrementos. La intensidad de uso observada en las fronteras no es lo suficientemente alta como para producir alteraciones de estos elementos en el suelo (Jiménez Ballesta, comunicación personal). Modificaciones en la concentración de los elementos del suelo podrían ser observables únicamente a una escala microedáfica, cuantificando cada elemento en la porción de suelo afectada directamente por los excrementos.

Tabla IV-8. Valor de correlación existente entre la densidad de excrementos de herbívoros y el contenido de algunos elementos del suelo.

	<i>Lagomorfos</i>		<i>Ovinos</i>		<i>Bovinos</i>	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
<i>Ca total</i>	0,31	0,0014				
<i>Na total</i>			0,266	0,0074		
<i>K total</i>			0,239	0,0165		
<i>Fe cambiabile</i>					0,414	0,0001
<i>Mn cambiabile</i>					0,270	0,0055
<i>Zn cambiabile</i>					0,300	0,0025
<i>Cu cambiabile</i>					0,270	0,0054
<i>Nitrógeno</i>					0,356	0,0003
<i>Materia orgánica</i>					0,322	0,0011

5.2. Tipos de fronteras según la densidad y el tipo de herbívoros

A partir de los valores medios de excrementos de lagomorfos, ovinos y bovinos se ha realizado una clasificación de los sectores de monte y pastizal del área de estudio (Fig. IV-11a. dendrograma). El análisis de amplitud de nicho (Fig. IV-11b) indica la existencia de 4 grupos principales. Los 4 grupos son mixtos, es decir incluyen tanto sectores de monte como de pastizal aunque se pueden observar algunas diferencias. El 84% de los sectores de pastizal se incluyen en dos grupos (C y D), mientras que los sectores de monte se distribuyen más equitativamente entre los cuatro.

El grupo A con el 10% de los sectores (7 montes y 3 pastizales) incluye aquellos donde prácticamente no se han encontrado excrementos de ningún tipo. El grupo B con el 17% de las observaciones se caracteriza por una gran acumulación de excrementos de conejo (valor medio de 6,037 g/ m²). Las ovejas son el principal consumidor en los sectores del grupo C (37% de las observaciones), mientras que las vacas lo son en el D (36%, Tabla IV-9)..

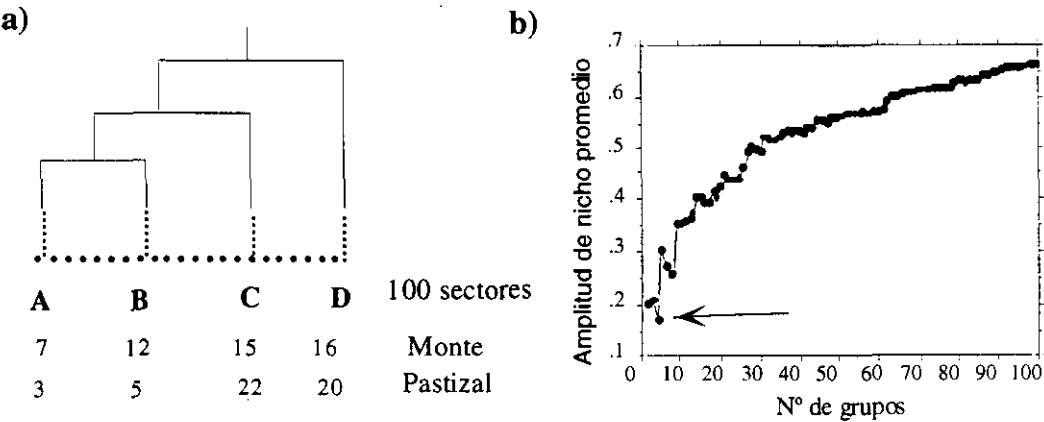


Fig.. IV-11. (a) Dendrograma de clasificación de 50 sectores de monte y 50 de pastizal a partir de la densidad de excrementos por m^2 . Se indica en número de sectores de cada grupo pertenecientes al área de monte o de pastizal. (b) El nivel de corte en el dendrograma ha sido obtenido en base al análisis de amplitud de nicho promedio. La flecha indica el valor mínimo correspondiente con una división del dendrograma en 4 grupos.

Tabla IV-9. Densidad de excrementos en g/m^2 por sector para los 4 grupos obtenidos del análisis de clasificación de 50 sectores de monte y 50 de pastizal. Las letras indican la existencia de diferencias significativas entre los grupos (test LSD).

	<i>Lagomorfos</i> (g/m^2)	<i>Ovinos</i> (g/m^2)	<i>Bovinos</i> (g/m^2)
Grupo A	0,111 b	0,199 b	0,001 b
Grupo B	6,037 a	0,478 b	0,161 b
Grupo C	0,418 b	3,094 a	0,635 b
Grupo D	0,628 b	1,029 b	25,223 a

De esta manera es posible asignar a cada sector un uso predominante. Analizando el tipo de uso que tienen los dos sectores pertenecientes a una misma frontera, se observa la alta frecuencia de ellas en las que monte y pastizal pertenecen a un mismo grupo (62%, Fig.IV-12a). Estos contactos son significativos con una probabilidad superior al 95% (simulación de Monte Carlo) salvo en el caso de los sectores pertenecientes al tipo A en los cuales prácticamente no se han encontrado excrementos. Esto indica una asociación espacial entre el tipo de uso del monte y el del pastizal. En estos casos la asociación se produce tanto de monte con respecto a pasto como viceversa. Esto indica claramente que en la mayoría de las localidades de estudio los herbívoros utilizan tanto el monte como el pastizal, si bien como se vio anteriormente, la intensidad de uso por parte de ovejas y vacas es mayor en los pastizales.

Por otro lado pueden apreciarse numerosos casos de exclusión espacial (flechas discontinuas en la Fig.IV-12b). Se trata de contactos que han ocurrido con una probabilidad menor a la que cabría esperar por azar. Se observa exclusión entre los

sectores de monte con alta densidad de excrementos de lagomorfos (grupo B) y sectores de pastizal con alta densidad de bovinos (Grupo D). De igual manera se observa exclusión entre montes de alta densidad de bovinos (grupo D) y pastizales donde son más frecuentes los ovinos (grupo C). En estos dos casos la exclusión se produce tanto de monte con respecto a pastizal como de pastizal con respecto a monte. Quedan por último dos casos más de exclusión, esta vez de monte con respecto a pastizal. Se produce entre localidades de monte de los grupos A (sin apenas excrementos) y C (dominados por ovinos) y pastizales de tipo D con alta densidad de excrementos de bovinos. Los pastizales usados por vacas excluyen los contactos con zonas de monte sin herbívoros o con dominio de conejos u ovejas. Estos casos confirman la asociación espacial descrita anteriormente, en especial en las localidades utilizadas principalmente por ganado vacuno. Es decir, si los herbívoros utilizan tanto el sector de monte como el de pastizal en una frontera, resulta lógico que los casos en los que no se observa esta tendencia sean menos probables de lo que cabría esperar por azar.

	A	B	C	D
A	1	2		
B		5		
C	5	3	12	2
D	1	2	3	14

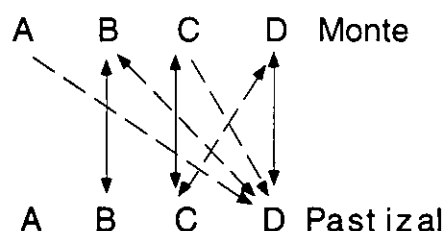


Fig. IV-12. Tabla de contingencia entre los tipos de monte (columnas) y de pastizal (filas) obtenidos del análisis de clasificación. Se indica el número de localidades en las que se produce coincidencia espacial entre los respectivos grupos. En la figura de la derecha se indican los contactos significativos con una probabilidad del 95%. Las flechas continuas indican asociación espacial y las discontinuas exclusión entre los grupos.

5.3. Distribución espacial de excrementos a lo largo de la frontera.

Analizando la variación de la cantidad de excrementos a través de la frontera monte-pastizal (considerando las 24 bandas de cada transecto de muestreo) se observa lo siguiente: en el caso de los conejos (Fig. IV-13a) hay una tendencia a aumentar el número de excrementos hacia la zona de frontera, disminuyendo su densidad hacia

ambos extremos del transecto. Los valores más altos se encuentran próximos a la zona de transición pero en el sector de pastizal. Esta tendencia ha sido ya observada por otros autores en zonas de contacto entre chaparral californiano y pastizal (Bartholomew 1970) en las que los conejos tienden a usar preferiblemente las zonas de pastizal próximas a un matorral ya que encuentran el alimento que necesitan en el pastizal, y la protección frente a posibles predadores en el monte contiguo. Las ovejas muestran un comportamiento parecido si bien los valores máximos se encuentran desplazados hacia el segundo tercio del sector de pastizal. Este desplazamiento resulta lógico ya que las ovejas no requieren protección frente a posibles predadores. El último tercio del pastizal es fundamentalmente aprovechado por el ganado vacuno. La densidad de excrementos de estos aumenta hacia la parte más baja de la ladera (final del transecto, banda 24) donde la geomorfología condiciona una mayor humedad edáfica y aporte de nutrientes que permite el desarrollo de los mejores pastizales. Se observa de esta manera una segregación espacial en el uso de estas zonas por parte de los herbívoros.

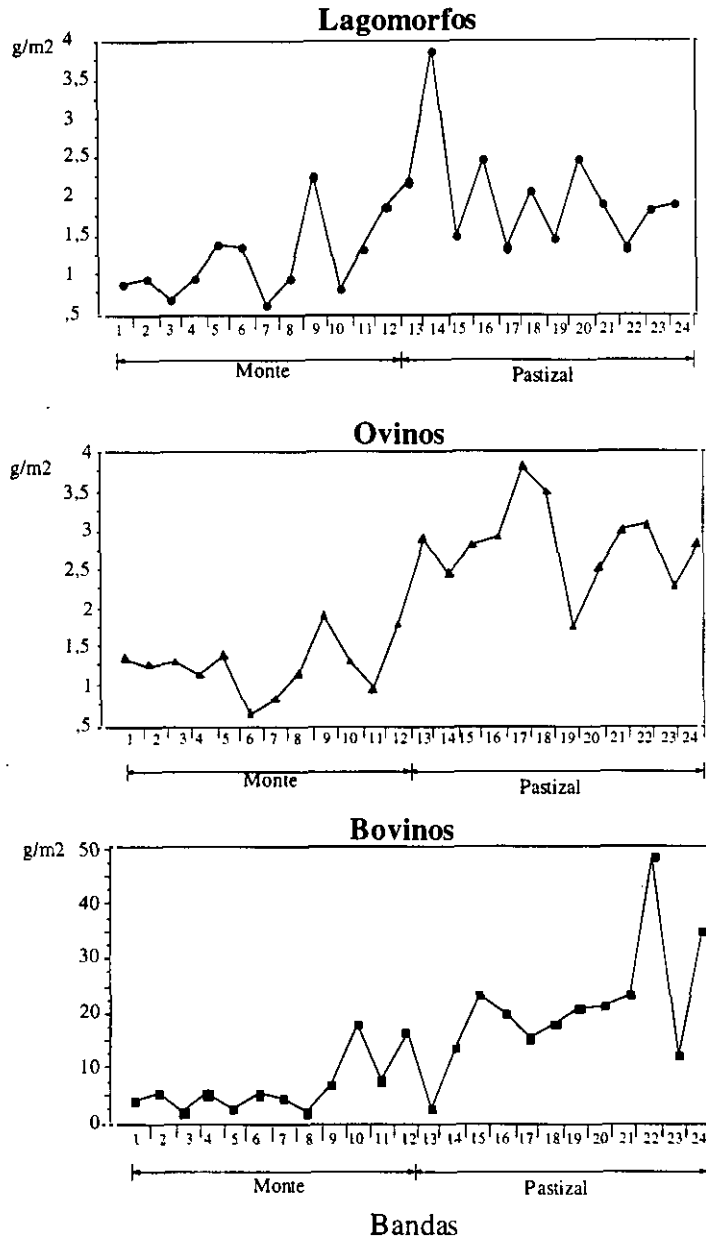


Fig.IV-13. Variación de la densidad de excrementos de lagomorfos, ovinos y bovinos a lo largo de las 24 bandas consideradas en los transectos de muestreo. Cada punto se calcula como el valor medio en la banda correspondiente considerando las localidades en las que se han encontrado excrementos del tipo correspondiente.

A partir de este conocimiento general del reparto de uso en la frontera se pretende analizar si esta distribución espacial puede variar dependiendo de posibles interacciones entre los distintos tipos de herbívoros. Para ello se analiza el reparto de excrementos de conejo, oveja y vaca a lo largo de los transectos de muestreo diferenciando las localidades según el tipo de excrementos encontrados. De esta manera se han diferenciado 7 tipos de localidades según tengan conejo, oveja, vaca, conejo+vaca, oveja+vaca o conejo+oveja+vaca (Fig. IV-14).

Los resultados confirman el planteamiento propuesto. En el caso de los conejos se observa una clara segregación espacial en función de la existencia de otros herbívoros. En localidades en las que únicamente hay conejos, estos tienden a distribuirse en toda la zona de pastizal penetrando incluso en las tres últimas bandas del monte (Fig. IV-14a). Además en estos casos la densidad media de excrementos en las zonas de pastizal es significativamente mayor a la existente en localidades en las que el conejo entra en competencia con otros herbívoros (Tabla 10a). Cuando en una zona, además de conejos hay ovejas, la densidad de los primeros disminuye significativamente tanto en el monte como en el pastizal (Tabla 10a) tendiendo a centrar su uso hacia la zona de frontera o contacto de los dos subsistemas (Fig. IV-14). En este caso el uso por parte de las ovejas aumenta hacia el pastizal, y en concreto hacia el final del transecto coincidiendo con la zona más baja de la ladera (Fig. IV-14C).

Cuando conejos y vacas comparten la misma ladera, el reparto del territorio es aún más claro. Los conejos se quedan restringidos a la zona de monte (Fig. IV-14D) mientras que el pastizal es dominio de las vacas (Fig. IV-14E). El uso por parte de estas aumenta como siempre hacia el final del transecto lo que probablemente permite un cierto avance de los conejos a las dos o tres bandas de pastizal más cercanas al monte. La densidad de conejos que puede soportar el monte es equivalente cuando en la zona sólo hay conejos, a cuando hay conejos y vacas debido a la segregación espacial de estos herbívoros en la frontera comentada anteriormente.

Conejo y oveja por el contrario tienen un cierto solapamiento espacial lo que probablemente está influyendo en la baja densidad de excrementos de conejos en estos casos observada tanto en el monte como en el pastizal.

El uso de las laderas por parte de los ovinos aumenta siempre hacia el final de los transectos, si bien cuando la oveja no compite con otros herbívoros su uso se centra en las zonas de pastizal (Fig. IV-14F), mientras que cuando los recursos se reparten con conejos o vacas, aprovechan también las zonas de monte (Fig. IV-14C, G). En este caso ovejas y vacas tienen una distribución semejante aumentando hacia la parte baja de la ladera. Los valores más altos de excrementos de oveja se han encontrado lógicamente en el pastizal (Tabla IV-10b). Sin embargo pese a lo que cabría esperar el valor más alto no se obtiene en zonas en las que la oveja está sola, sino en las localidades en las que también hay conejos.

Con respecto a las vacas parece clara su preferencia por los pastizales y en concreto por las partes bajas de ladera independientemente de la existencia de otros herbívoros (Fig. IV-14 E, H, I). No hay diferencias significativas entre los valores

medios de excrementos en el pastizal entre localidades en las que el consumo es únicamente vacuno o en las que además hay conejos u ovejas (Tabla IV-10 c).

Cuando los tres tipos de herbívoros usan una determinada localidad (27% de las localidades) la tendencia es a aumentar el uso tanto de lagomorfos como ovinos y bovinos hacia la parte final del transecto (Fig. IV-14 J, K, L). La tendencia general es equivalente a la observada con el total de sectores (Fig. IV-13) en la que el uso de los herbívoros se centra en el pastizal pero se observa un gradiente desde las bandas más próximas al monte en las que hay un aumento de conejos, pasando por las bandas centrales del pasto donde abundan las ovejas, hasta las partes más bajas preferidas por las vacas.

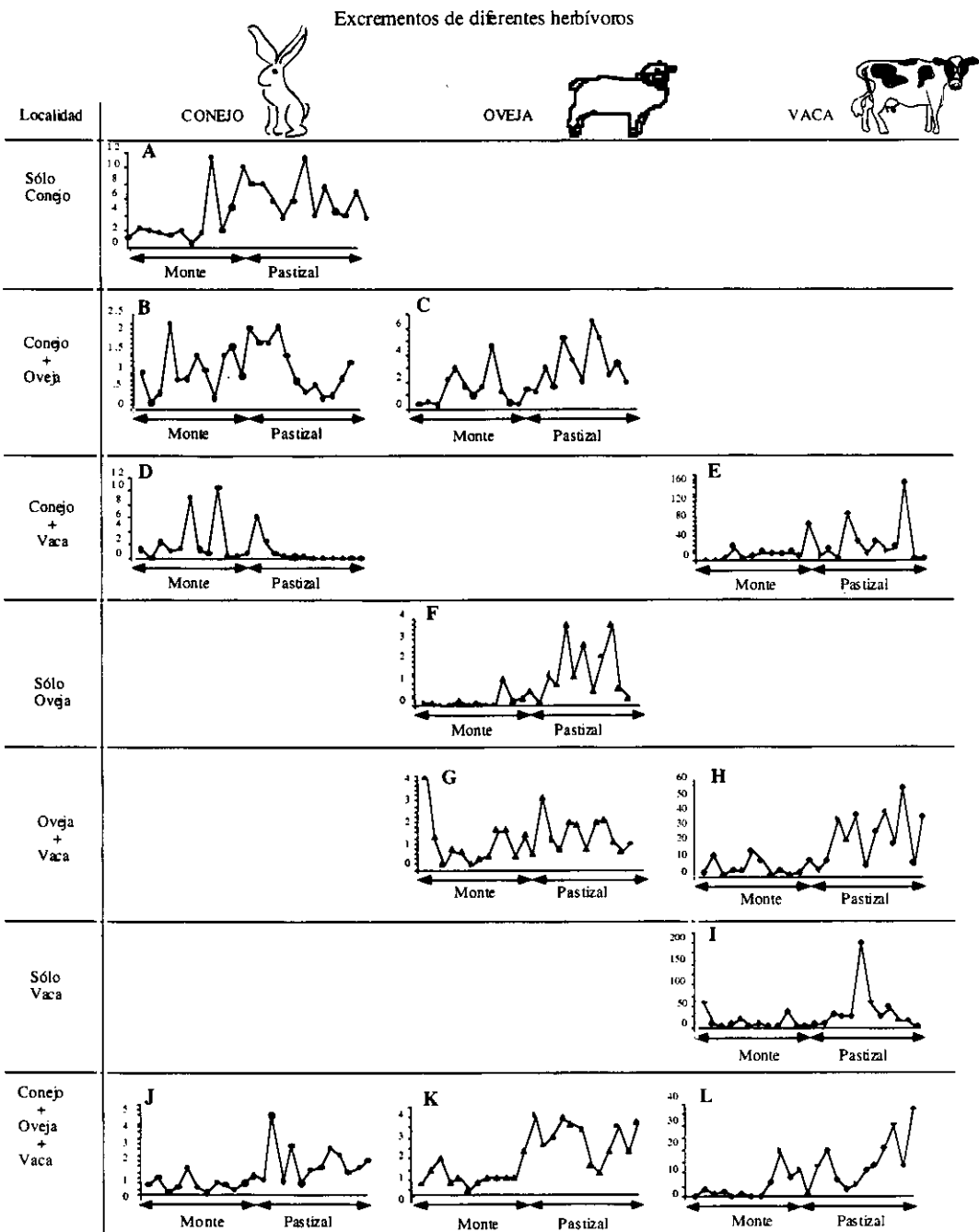


Fig. IV.14. Variación en los transectos de muestreo de los valores medios de excrementos de conejo, oveja y vaca por separado. Se han dividido las localidades en 7 categorías según el tipo de excrementos encontrados en ellas: conejo, conejo y oveja, conejo y vaca, oveja, oveja y vaca, vaca, y los tres tipos de herbívoros. Los puntos representan el valor medio calculado para cada banda con las localidades incluidas en cada tipo.

Tabla IV-10. a) Valores medios de excrementos de conejos (g/ m^2) en monte y pastizal (columnas) en tres tipos de localidades: en las que sólo hay conejos, en las que se encuentran conejos y ovejas, y en las que aparecen excrementos de conejos y vacas. b) Valores medios de excrementos de oveja (g/ m^2) en monte y pastizal (columnas) en localidades con sólo oveja, con oveja y conejo, y con oveja y vaca. c) Valores medios de excrementos de vaca (g/ m^2) en monte y pastizal (columnas) en localidades en las que sólo hay vaca, en las que se encuentran vacas y conejos, y en las que aparecen excrementos de vaca y oveja. Mediante test LSD se han comparado en cada caso las medias entre estos tres tipos de localidades. Las letras indican la existencia de diferencias significativas.

a) Conejos

	<i>Monte</i>		<i>Pastizal</i>	
<i>Sólo conejo</i>	3,50	a	6,11	a
<i>Conejo + oveja</i>	1,01	b	1,15	b
<i>Conejo + vaca</i>	2,46	a	0,90	b

b) Ovejas

	<i>Monte</i>		<i>Pastizal</i>	
<i>Sólo oveja</i>	0,18	b	1,55	a
<i>Oveja+conejo</i>	1,52	a	3,19	b
<i>Oveja + vaca</i>	1,26	a	1,65	a

c) Vacas

	<i>Monte</i>		<i>Pastizal</i>	
<i>Sólo vaca</i>	12,38	ab	37,62	a
<i>Vaca + conejo</i>	14,70	a	36,03	a
<i>Vaca + oveja</i>	5,20	b	25,36	a

Los conejos son los herbívoros silvestres más característicos de los ecosistemas mediterráneos (Soriguer 1981). Su dieta es muy variada y son menos selectivos que lo que puedan serlo ovejas o vacas (Soriguer 1983; Hofman 1989). Algunos autores relacionan la falta de selectividad de los conejos con la competencia con otros herbívoros (Rogers *et al.* 1994). Los análisis realizados apoyan esta teoría ya que se observa claramente como los conejos se desplazan utilizando diferentes zonas de la frontera según la presencia de otros herbívoros de mayor tamaño.

5.4. Relación con la diversidad

Considerando el sector como unidad de análisis se observa una correlación positiva entre la diversidad y la intensidad de bovinos en las zonas de pastizal (Tabla IV-11). La presión de vacas parece mantenerse dentro de unos límites adecuados produciendo el conocido efecto favorable sobre la diversidad al favorecer un aumento en la tasa de renovación y disminuir la competencia interespecífica (Harper 1977; During y Willems 1984; Montalvo 1993). A esta misma escala la presencia de otros herbívoros como conejos u ovejas no afectan significativamente la diversidad ni en las zonas de monte ni en las de pastizal probablemente porque su intensidad de uso no es

suficientemente elevada. El mismo motivo puede influir en la falta de correlación entre la densidad de bovinos y la diversidad en las zonas de monte.

Al considerar una escala algo más detallada (parcela) únicamente hay correlación significativa entre la diversidad y la densidad de conejos en el monte. Dicha relación se mantiene al utilizar la banda como unidad de análisis. Es decir los conejos afectan a los valores de diversidad en las zonas de monte a escalas detalladas. A nivel de banda son las ovejas las que regulan los valores de diversidad tanto en montes como en el pastizales.

Tabla IV-11. Correlación entre la densidad de excrementos obtenidos en montes y pastizales y los valores de diversidad, considerando tres escalas de análisis. NS=correlación No Significativa.

		<i>Lagomorfos</i>		<i>Ovinos</i>		<i>Bovinos</i>	
Sector	Monte	r=0,22	NS	r=0,05	NS	r=0,07	NS
	Pastizal	r=0,05	NS	r=0,12	NS	r=0,38	p=0,03
Parcela	Monte	r=0,16	p=0,03	r=0,14	NS	r=0,03	NS
	Pastizal	r=0,06	NS	r=0,13	NS	r=0,01	NS
Banda	Monte	r=0,18	p=0,007	r=0,10	p=0,04	r=0,34	NS
	Pastizal	r=0,02	NS	r=0,12	p=0,01	r=0,20	NS

Los resultados obtenidos permiten observar que la regulación de la diversidad por efecto de la herbivoría varía según la escala de análisis y el tipo de herbívoro considerado. En el caso de las vacas parece claro que sólo es posible relacionar diversidad e intensidad de uso a una escala de poco detalle. Los bovinos son herbívoro de gran tamaño que utilizan una amplia zona para pastar. La densidad de excrementos no es más que una estima de la intensidad de la gestión en la zona, pero no puede asociarse directamente una mayor densidad de excrementos en un metro cuadrado con un mayor consumo en ese mismo punto. Por este motivo no se encuentra correlación en las escalas de parcela o banda.

En el caso de herbívoros de menor tamaño (oveja y conejo) las correlaciones se muestran por el contrario a escalas más detalladas. Estas se dan además principalmente en las zonas de monte, en las cuales la diversidad puede estar muy asociada a la existencia de claros en los que hay un mayor desarrollo de la vegetación herbácea y donde centran su uso estos herbívoros, potenciando los valores de diversidad. El tamaño de estos claros es reducido dando lugar a un mosaico que puede detectarse a escalas detalladas (parcela o banda).

Algunos estudios muestran que el comportamiento de los herbívoros hace que no todas las zonas en una formación vegetal reciban la misma cantidad de excrementos, lo que determina una diferenciación espacial a escala detallada. La capacidad de los herbívoros para defecar de forma selectiva en unas parcelas y no en otras está relacionada con el tamaño del herbívoro (Malo 1995). La utilización y percepción del espacio de los herbívoros es distinta según su tamaño (Gordon 1989; Levin 1992). El conejo por su pequeño tamaño es capaz de identificar paisajes de grano grueso pudiendo elegir lugares de utilización-defecación (Ricklefs 1979). En este sentido existe un comportamiento direccional hacia los huecos de vegetación (Malo 1995). Las vacas por el contrario únicamente son capaces de discernir a escalas de poco detalle, y las ovejas presentan una situación intermedia.

La tabla IV-12 muestra los valores de diversidad para cada uno de los 4 grupos de sectores obtenidos del análisis de clasificación. En las zonas de monte la diversidad es mayor cuando es dominante el uso por parte de ovejas o vacas (grupos C y D). Los montes pastados principalmente por conejos, o en los que no se ha constatado la presencia de herbívoros tienen valores de diversidad inferiores. Los pastizales no muestran diferencias significativas de diversidad asociadas al uso dominante de uno u otro tipo de herbívoros.

Tabla IV-12. Valores de diversidad obtenidos en los montes y pastizales pertenecientes a los 4 grupos de observaciones identificados. Las letras indican la existencia de diferencias significativas entre los grupos (test LSD).

	<i>H'</i> Pastizal	<i>H'</i> Monte
A (<i>sin excrementos</i>)	5,18 a	4,62 bc
B (<i>conejos</i>)	4,90 a	4,42 c
C (<i>ovejas</i>)	5,12 a	5,14 a
D (<i>vacas</i>)	5,15 a	5,05 ab

Se analiza en último lugar la influencia de los herbívoros en los valores de diversidad, desde un punto de vista cualitativo. Es decir se comparan los valores obtenidos en los sectores de monte y pastizal en función del tipo de herbívoro presente, sin tener en cuenta en este caso la intensidad de la gestión (densidad de excrementos). En el caso de las zonas de monte es destacable que los sectores en los que sólo se han encontrado excrementos de conejo son los que tienen valores más bajos de diversidad, en comparación con aquellos en los que hay simultáneamente conejos, ovejas y vacas. El resto de situaciones tienen valores intermedios (Tabla.). En el caso de los pastizales el tipo de herbívoro presente no parece afectar a los valores de diversidad.

Tabla IV-13. Valores de diversidad obtenidos en los sectores de monte y pastizal según el tipo de herbívoros presentes. Las letras indican diferencias significativas entre los 8 tipos (test LSD).

	<i>H' pastizal</i>		<i>H' Monte</i>	
<i>conejo+oveja+vaca</i>	5,10	a	5,25	a
<i>oveja+vaca</i>	5,25	a	5,04	ab
<i>solo vaca</i>	5,15	a	5,32	ab
<i>conejo+oveja</i>	5,11	a	4,86	ab
<i>solo oveja</i>	5,17	a	4,67	ab
<i>nada</i>	5,23	a	4,87	abc
<i>conejo+vaca</i>	4,81	a	4,57	bc
<i>solo conejo</i>	4,84	a	4,01	c

En resumen puede concluirse que existe una correlación positiva entre la densidad de excrementos de herbívoros y la diversidad. Las vacas influyen en estos valores a escalas de poco detalle, afectando principalmente a las zonas de pastizal. Otros herbívoros como conejos u ovejas regulan la diversidad a escalas más detalladas tanto en zonas de monte como de pastizal. Desde un punto de vista cualitativo, la presencia de ovejas y vacas en las zonas de monte favorece valores de diversidad más altos que si no hay herbívoros o sólo se constata la presencia de conejos. Los pastizales por el contrario no presentan diferencias en función del tipo de herbívoros que los utiliza.

6. Biomasa aérea de las especies de matorral.

En este apartado se describen primeramente las localidades de estudio según la cantidad de biomasa de leñosas y la cobertura herbácea que presentan. El calculo de la biomasa de leñosas ha requerido de un proceso laborioso para determinar las funciones predictivas más adecuadas para cada especie. Se presentan a continuación las funciones obtenidas según la metodología de trabajo descrita en el apartado segundo de este capítulo. En segundo lugar se analiza su relación con distintas variables ambientales y en especial con los valores de diversidad.

La biomasa es considerada como una medida de la cantidad de energía que fluye por el sistema. Los datos de biomasa son en muchas ocasiones difíciles y laboriosos de conseguir por lo que en algunos casos han sido utilizadas medidas de producción para analizar la relación diversidad-biomasa, dado que ambos parámetros suelen estar altamente correlacionados. La existencia de una relación unimodal entre estos dos parámetros ha sido desde hace mucho tiempo un concepto controvertido. Grime (1979) y Haedrich *et al.* (1980) analizan la respuesta unimodal de la diversidad en zonas marinas comparando los resultados obtenidos al utilizar datos de producción y medidas de biomasa. Sus resultados indican que sólo la producción se ajusta a este patrón unimodal. Altos valores de biomasa se asocian a altos valores de diversidad, pero bajos valores de biomasa pueden dar lugar a una amplia gama de valores de diversidad. Por el contrario (Al Mufti *et al.* 1977) examinando la variación de biomasa y riqueza de especies en comunidades herbáceas encuentran un pico en los valores de riqueza con valores bajos de biomasa total. Posteriormente otros autores (Tilman 1986; Huston 1980 entre otros) han encontrado evidencias de esta relación unimodal en distintos tipos de comunidades.

6.1. Estima de la biomasa de leñosas

Para el cálculo de la biomasa de cada una de las localidades de estudio se necesita en primer lugar conocer cual es la función más adecuada a aplicar a cada especie. Como se explicó en el apartado IV.2 se han ensayado numerosas funciones. Para determinar cual de ellas es la más adecuada o permite un mejor ajuste para cada especie, se han comparado estas mediante el uso conjunto de los índices FI ("fit index") y R².

En la Tabla IV-14 se reflejan los coeficientes de determinación (R^2) y "fit index" obtenidos para cada una de las 4 funciones ensayadas. De los tres parámetros estructurales considerados en el 65% de los casos es el biovolumen la medida estructural más idónea para la estima del peso en seco. Cabe resaltar que en ningún caso la altura ha resultado ser la variable mejor relacionada con la biomasa.

Tabla IV-14. Coeficientes de determinación (R^2) y "fit index" (FI) de las diversas funciones calculadas. Se subrayan los valores máximos para cada especie

	No Linear		Log/Log		Simple	Sin Cte
	R^2	FI	R^2	FI	R^2	R^2
Cistus albidus						
cobertura	0.928	0.846	0.952	0.83	0.843	0.926
altura	0.83	0.638	0.768	0.597	0.634	0.761
biovolumen aparente	0.943	0.878	0.962	0.873	0.862	0.929
Cistus crispus						
cobertura	0.685	0.312	0.662	0.127	0.212	0.574
altura	0.568	0.055	0.15	-0.12	0.054	0.561
biovolumen aparente	0.679	0.298	0.636	0.201	0.227	0.584
Cistus ladanifer						
cobertura	0.827	0.691	0.911	0.65	0.646	0.788
altura	0.896	0.815	0.764	0.761	0.619	0.711
biovolumen aparente	0.927	0.869	0.942	0.818	0.845	0.91
Cistus salvifolius						
cobertura	0.837	0.728	0.86	0.7	0.72	0.83
altura	0.696	0.493	0.628	0.401	0.495	0.663
biovolumen aparente	0.91	0.85	0.869	0.767	0.843	0.906
Cytisus multiflorus						
cobertura	0.768	0.667	0.851	0.54	0.566	0.682
altura	0.673	0.53	0.564	0.506	0.487	0.596
biovolumen aparente	0.878	0.824	0.835	0.717	0.784	0.847
Cytisus scoparius						
cobertura	0.655	0.506	0.852	0.495	0.49	0.641
altura	0.751	0.644	0.569	0.535	0.513	0.609
biovolumen aparente	0.915	0.878	0.879	0.793	0.842	0.889
Cytisus striatus						
cobertura	0.931	0.858	0.89	0.794	0.793	0.881
altura	0.702	0.383	0.407	0.028	0.409	0.693
biovolumen aparente	0.935	0.867	0.886	0.856	0.867	0.935
Genista hirsuta						
cobertura	0.883	0.64	0.777	0.58	0.8	0.883
altura	0.778	0.316	0.635	-0.05	0.592	0.772
biovolumen aparente	0.916	0.74	0.856	0.735	0.861	0.915
Halimium occymoides						
cobertura	0.885	0.83	0.613	0.558	0.789	0.831
altura	0.521	0.294	0.388	0.162	0.298	0.521
biovolumen aparente	0.84	0.764	0.652	0.594	0.764	0.839
Halimium umbellatum						
cobertura	0.928	0.864	0.769	0.833	0.864	0.928
altura	0.47	-0.17	0.008	-0.17	0.014	0.381
biovolumen aparente	0.776	0.577	0.606	0.499	0.549	0.746
Helychrisum stoechas						
cobertura	0.868	0.782	0.792	0.733	0.764	0.842
altura	0.609	0.356	0.466	0.272	0.363	0.583
biovolumen aparente	0.876	0.796	0.86	0.79	0.795	0.876
Lavandula pedunculata						
cobertura	0.894	0.807	0.846	0.793	0.795	0.882
altura	0.573	0.217	0.189	0.053	0.216	0.558
biovolumen aparente	0.886	0.79	0.841	0.77	0.787	0.882
Quercus rotundifolia						
cobertura	0.792	0.753	0.807	0.178	0.59	0.643
altura	0.775	0.733	0.695	0.57	0.617	0.558
biovolumen aparente	0.962	0.551	0.852	0.364	0.937	0.941
Retama sphaerocarpa						
cobertura	0.827	0.746	0.922	0.531	0.623	0.717
altura	0.847	0.775	0.909	0.768	0.661	0.698
biovolumen aparente	0.962	0.944	0.963	0.747	0.888	0.912

Santolina						
rosmarinifolia	0.944	0.876	0.902	0.862	0.873	0.941
cobertura	0.714	0.364	0.708	0.287	0.375	0.688
altura	0.934	0.852	0.936	0.849	0.838	0.916
biovolumen aparente						
Thymus mastichina						
cobertura	0.8	0.709	0.694	0.519	0.63	0.717
altura	0.724	0.598	0.347	0.253	0.44	0.522
biovolumen aparente	0.939	0.912	0.767	0.737	0.864	0.897
Thymus zygis						
cobertura	0.784	0.672	0.776	0.577	0.574	0.672
altura	0.489	0.223	0.165	0.049	0.219	0.486
biovolumen aparente	0.71	0.559	0.728	0.008	0.366	0.422

En trabajos relativamente antiguos (Sprent 1972) se indica que la relación entre la biomasa de un matorral y una medida de su estructura es, con una alta probabilidad, alométrica. Los resultados obtenidos apoyan esta aseveración. La mayor parte de los taxones (88%) presentan un mejor ajuste a una función alométrica. Solamente dos especies (*Genista hirsuta* y *Quercus rotundifolia* -en su morfotipo de matorral-) lo hacen a funciones lineales y ninguna a funciones log-log.

Esto también confirma la idea de que el calculo de ecuaciones alométricas se realice sin transformación previa de datos. Sea cual sea la variable independiente elegida y la especie considerada, "fit index" indica un mejor ajuste en las funciones no lineales directas que en aquellas calculadas a través de sucesivas transformaciones log-antilog de los datos originales.

La Tabla IV-15 muestra las funciones calculadas para las distintas especies estudiadas. Todas ellas son significativas ($p < 0,01$) y por tanto susceptibles de ser utilizadas en el caso de que no se posean datos de la especie con el parámetro de mejor resolución.

Tabla IV-15. Funciones obtenidas para el calculo de la biomasa aérea en peso seco. Todas las funciones son significativas ($p < 0.01$). En las funciones lineales simples el termino constante no es significativo ($p > 0.01$) excepto en (a). Para el nombre completo de cada especie ver Tabla I

ESPECIES	ALOMETRICA	LOG/LOG	LINEAL SIMPLE	LINEAL SIMPLE SIN CONSTANTE
C. albidus				
cobertura	$Y = 1808.035 \cdot X^{0.924}$	$Y = 2013.724 \cdot X^{1.118}$	$Y = 10.165 + 1848.087X$	$Y = 1865.375X$
altura	$Y = 1168.017 \cdot X^{2.126}$	$Y = 1104.078 \cdot X^{2.862}$	$Y = -640.549 + 1804.329X$ (a)	$Y = 1000.051X$
biovolumen aparente	$Y = 1810.425 \cdot X^{0.759}$	$Y = 1909.853 \cdot X^{0.859}$	$Y = 91.52 + 1846.722X$	$Y = 2001.86X$
C. crispus				
cobertura	$Y = 295.24 \cdot X^{0.438}$	$Y = 535.796 \cdot X^{0.903}$	$Y = 61.041 + 338.565X$	$Y = 547.109X$
altura	$Y = 275.186 \cdot X^{0.622}$	$Y = 440.555 \cdot X^{1.345}$	$Y = 41.133 + 293.329X$	$Y = 437.847X$
biovolumen aparente	$Y = 465.807 \cdot X^{0.399}$	$Y = 1106.624 \cdot X^{0.754}$	$Y = 59.421 + 1270.557X$	$Y = 2007.873X$
C. ladanifer				
cobertura	$Y = 3204.59 \cdot X^{1.885}$	$Y = 2449.063 \cdot X^{1.409}$	$Y = -292.554 + 2890.616X$	$Y = 2426.82X$
altura	$Y = 613.999 \cdot X^{3.085}$	$Y = 618.016 \cdot X^{2.663}$	$Y = -974.056 + 1982.514X$ (a)	$Y = 1135.112X$
biovolumen aparente	$Y = 1877.576 \cdot X^{1.342}$	$Y = 1725.838 \cdot X^{1.009}$	$Y = -107.955 + 2075.197X$	$Y = 1960.621X$
C. salvifolius				
cobertura	$Y = 966.674 \cdot X^{1.257}$	$Y = 788.86 \cdot X^{1.115}$	$Y = -24.034 + 904.642X$	$Y = 860.363X$
altura	$Y = 1104.036 \cdot X^{1.608}$	$Y = 860.994 \cdot X^{1.864}$	$Y = -146.938 + 1021.303X$	$Y = 715.565X$
biovolumen aparente	$Y = 1915.675 \cdot X^{1.194}$	$Y = 1056.817 \cdot X^{0.784}$	$Y = 6.784 + 1582.654X$	$Y = 1602.686X$
Cy. multiflorus				
cobertura	$Y = 3254.824 \cdot X^{2.653}$	$Y = 1936.422 \cdot X^{1.375}$	$Y = -258.321 + 2652.486X$	$Y = 2257.345X$
altura	$Y = 1104.036 \cdot X^{1.971}$	$Y = 824.138 \cdot X^{2.362}$	$Y = -571.296 + 1910.012X$	$Y = 1302.976X$
biovolumen aparente	$Y = 2141.371 \cdot X^{1.431}$	$Y = 1766.038 \cdot X^{0.974}$	$Y = -83.015 + 2358.794X$	$Y = 2263.316X$
Cy. scoparius				
cobertura	$Y = 2162.708 \cdot X^{1.557}$	$Y = 1778.279 \cdot X^{1.242}$	$Y = -65.703 + 1867.118X$	$Y = 1752.112X$
altura	$Y = 339.143 \cdot X^{3.078}$	$Y = 437.522 \cdot X^{1.989}$	$Y = -392.171 + 1140.45X$	$Y = 775.206X$
biovolumen aparente	$Y = 1554.936 \cdot X^{1.509}$	$Y = 1428.894 \cdot X^{0.904}$	$Y = -28.036 + 1714.883X$	$Y = 1681.753X$
Cy. striatus				
cobertura	$Y = 3307.556 \cdot X^{2.15}$	$Y = 2437.811 \cdot X^{1.535}$	$Y = 360.092 + 2958.643X$	$Y = 2415.284X$
altura	$Y = 1081.988 \cdot X^{1.275}$	$Y = 592.925 \cdot X^{2.771}$	$Y = 558.86 + 1639.103X$	$Y = 1143.242X$
biovolumen aparente	$Y = 2068.219 \cdot X^{1.067}$	$Y = 1958.845 \cdot X^{1.22}$	$Y = 86.178 + 2165.699X$	$Y = 2067.133X$
G. hirsuta				
cobertura	$Y = 1270.553 \cdot X^{0.997}$	$Y = 1655.77 \cdot X^{1.362}$	$Y = -20.09 + 1316.708X$	$Y = 1273.458X$
altura	$Y = 915.835 \cdot X^{1.311}$	$Y = 1524.053 \cdot X^{2.714}$	$Y = -301.17 + 1279.958X$	$Y = 800.67X$
biovolumen aparente	$Y = 1884.79 \cdot X^{0.955}$	$Y = 2113.489 \cdot X^{1.064}$	$Y = 21.436 + 1909.072X$	$Y = 1976.604X$
H. occymoides				
cobertura	$Y = 2736.298 \cdot X^{1.61}$	$Y = 810.961 \cdot X^{1.075}$	$Y = -51.869 + 1485.273X$	$Y = 1239.589X$
altura	$Y = 337.439 \cdot X^{1.008}$	$Y = 216.77 \cdot X^{1.197}$	$Y = -21.523 + 375.153X$	$Y = 336.164X$
biovolumen aparente	$Y = 1710.13 \cdot X^{0.924}$	$Y = 796.159 \cdot X^{0.729}$	$Y = 9.917 + 1867.941X$	$Y = 1925.311X$
H. umbellatum				
cobertura	$Y = 452.526 \cdot X^{1.022}$	$Y = 378.442 \cdot X^{0.993}$	$Y = 0.856 + 443.596X$	$Y = 439.743X$
altura	$Y = 46.557 \cdot X^{-0.047}$	$Y = 40.087 \cdot X^{0.232}$	$Y = -67.689 + 72.258X$	$Y = 172.105X$
biovolumen aparente	$Y = 767.895 \cdot X^{0.737}$	$Y = 609.537 \cdot X^{0.75}$	$Y = 12.486 + 1307.736X$	$Y = 1515.471X$
He. stoechas				
cobertura	$Y = 3469.97 \cdot X^{1.421}$	$Y = 2192.805 \cdot X^{1.315}$	$Y = -12.225 + 1379.365X$	$Y = 1190.169X$
altura	$Y = 466.56 \cdot X^{1.58}$	$Y = 691.831 \cdot X^{2.176}$	$Y = -27.293 + 332.052X$	$Y = 220.36X$
biovolumen aparente	$Y = 5249.223 \cdot X^{1.051}$	$Y = 4965.923 \cdot X^{1.053}$	$Y = 0.392 + 4372.455X$	$Y = 4353.373X$
L. pedunculata				
cobertura	$Y = 1231.811 \cdot X^{1.23}$	$Y = 1129.796 \cdot X^{1.242}$	$Y = -43.992 + 1155.913X$	$Y = 1042.87X$
altura	$Y = 1081.999 \cdot X^{1.597}$	$Y = 770.903 \cdot X^{1.806}$	$Y = -132.354 + 982.946X$	$Y = 653.449X$
biovolumen aparente	$Y = 2026.375 \cdot X^{0.911}$	$Y = 2564.484 \cdot X^{1.069}$	$Y = 18.834 + 2194.473X$	$Y = 2288.562X$
Q. rotundifolia				
cobertura	$Y = 8440.693 \cdot X^{4.206}$	$Y = 512.861 \cdot X^{0.94}$	$Y = -84.342 + 2093.169X$	$Y = 1894.978X$
altura	$Y = 2916.857 \cdot X^{2.646}$	$Y = 1803.018 \cdot X^{2.905}$	$Y = 355.515 + 2132.183X$ (a)	$Y = 1308.251X$
biovolumen aparente	$Y = 4999.97 \cdot X^{1.273}$	$Y = 963.829 \cdot X^{0.776}$	$Y = -51.884 + 4133.408X$	$Y = 3966.999X$
R. sphaerocarpa				
cobertura	$Y = 6505.661 \cdot X^{4.059}$	$Y = 2415.461 \cdot X^{1.533}$	$Y = -457.201 + 3754.817X$	$Y = 3032.334X$
altura	$Y = 503.518 \cdot X^{2.8}$	$Y = 483.059 \cdot X^{2.745}$	$Y = -888.814 + 1946.092X$	$Y = 1291.508X$
biovolumen aparente	$Y = 1732.967 \cdot X^{1.665}$	$Y = 1485.935 \cdot X^{1.033}$	$Y = -268.46 + 2408.286X$	$Y = 2175.084X$
S. rosmarinifolia				
cobertura	$Y = 638.105 \cdot X^{0.881}$	$Y = 763.836 \cdot X^{1.013}$	$Y = 12.093 + 682.023X$	$Y = 721.593X$
altura	$Y = 619.058 \cdot X^{1.845}$	$Y = 944.061 \cdot X^{2.713}$	$Y = -101.578 + 552.93X$	$Y = 324.346X$
biovolumen aparente	$Y = 934.689 \cdot X^{0.75}$	$Y = 1042.317 \cdot X^{0.813}$	$Y = 24.585 + 1275.381X$	$Y = 1428.973X$
T. mastichina				
cobertura	$Y = 3035.213 \cdot X^{1.76}$	$Y = 912.011 \cdot X^{1.183}$	$Y = -46.785 + 1269.117X$	$Y = 1008.027X$
altura	$Y = 2372.663 \cdot X^{3.015}$	$Y = 418.793 \cdot X^{1.697}$	$Y = -140.909 + 797.209X$	$Y = 383.099X$
biovolumen aparente	$Y = 7557.571 \cdot X^{1.461}$	$Y = 1892.343 \cdot X^{0.973}$	$Y = -21.873 + 3076.448X$	$Y = 2817.805X$
T. zygis				
cobertura	$Y = 168.079 \cdot X^{0.609}$	$Y = 278.612 \cdot X^{0.862}$	$Y = 7.052 + 261.384X$	$Y = 306.121X$
altura	$Y = 286.167 \cdot X^{1.163}$	$Y = 149.279 \cdot X^{1.168}$	$Y = -1.439 + 219.627X$	$Y = 206.621X$
biovolumen aparente	$Y = 215.661 \cdot X^{0.395}$	$Y = 872.971 \cdot X^{0.699}$	$Y = 11.907 + 838.9X$	$Y = 1054.391X$

Los altos ajustes y la alta variabilidad de los datos considerados permite generalizar su utilización para calcular la biomasa en peso seco midiendo parámetros sencillos. Unicamente debe tenerse en cuenta el rango de variación de las variables consideradas en este estudio (Tabla IV-1), que establece como valor máximo posible de cobertura 1 m² (unidad de muestreo). Dentro de este rango, las funciones podrían utilizarse tanto a nivel de individuo aislado como de un conjunto de individuos comprendidos dentro de esa superficie.

6.2. Biomasa de leñosas en los sectores de monte y relación con otras variables

Aplicando las funciones de regresión se ha calculado la biomasa de cada una de las especies leñosas aparecidas en los sectores de monte. La biomasa total de cada uno de ellos se obtiene de la suma de las biomásas de cada una de las especies presentes. El valor medio a nivel de sector se obtiene dividiendo el valor total por 120 (nº de cuadrados de 1x1 m en cada sector).

La Fig. IV-15 muestra la frecuencia de distribución de los valores medios de biomasa obtenidos. Como puede verse el rango de variación es muy amplio, desde localidades con un valor medio de biomasa de 75 g/m² hasta las que llegan a tener más de 2,5 kg. de media en cada m². Estos valores tan altos no son frecuentes en el área ya que como puede verse en el histograma el 80% de las localidades tienen valores medios inferiores a 1 kg/m². Los valores más frecuentes están comprendidos entre 250 y 500 g/m² (30% de los sectores de monte).

No se consideran los valores de biomasa de leñosas en los pastizales ya que estos se definen como zonas libres de leñosas o en las que estas aparecen de forma muy dispersa.

Los valores medios de biomasa son muy distintos según el tipo de matorral dominante. La Fig. IV-16 muestra los histogramas de frecuencia

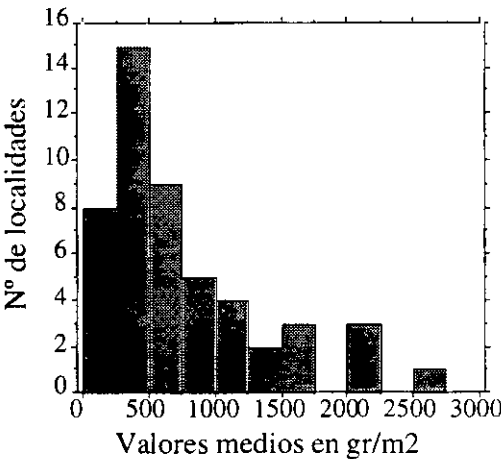


Fig. IV-15. Histograma de frecuencias de los valores medios de biomasa total obtenidos en los 50 sectores de monte estudiados.

de los valores medios de biomasa por m^2 considerando las 4 formaciones fisionómicas más comunes en el área de estudio; jarales, retamares, cantuesares y brezales. Los jarales son las comunidades con un mayor rango de variación. Desde localidades con valores de 250 g/m^2 hasta otras con más de $2,5 \text{ Kg/m}^2$. Por término medio un jaral tiene una biomasa de 1033 g/m^2 , aunque como puede verse en el histograma de la Fig. IV-16 más del 70% de los jarales tienen valores medios de biomasa inferiores a 1.100 g/m^2 . No se ha encontrado ningún jaral con menos de 236 g/m^2 . Tampoco se han encontrado comunidades de retamar con valores tan bajos. Los retamares aunque pueden llegar a tener 1500 g/m^2 , lo normal es que sus valores oscilen entre los 250 y 600 g/m^2 (el valor medio para un retamar es 538 g/m^2). Por último los cantuesares representan el tipo de comunidad con una menor acumulación de biomasa. La localidad más densa no supera los 750 g/m^2 , teniendo la menos densa un valor de 75 g/m^2 . El valor medio para estas comunidades es de 320 g/m^2 . Dentro de la categoría denominada otros se incluyen dos localidades de brezos en las cuales se alcanzan valores de biomasa superiores a 1 Kg/m^2 . También se ha incluido aquí una localidad dominada por el género *Halymium* en la cual los valores de biomasa son inferiores a $0,5 \text{ Kg/m}^2$. Se trata de cualquier manera de 3 casos muy excepcionales en la zona de estudio.

Según estos valores pueden diferenciarse las comunidades en dos grupos: aquellas que acumulan altos valores de biomasa por m^2 y que se corresponden con zonas de jaral y brezal, y las que tiene valores significativamente menores de biomasa, asociadas a formaciones de cantuesar o retamar (Tabla IV-16).

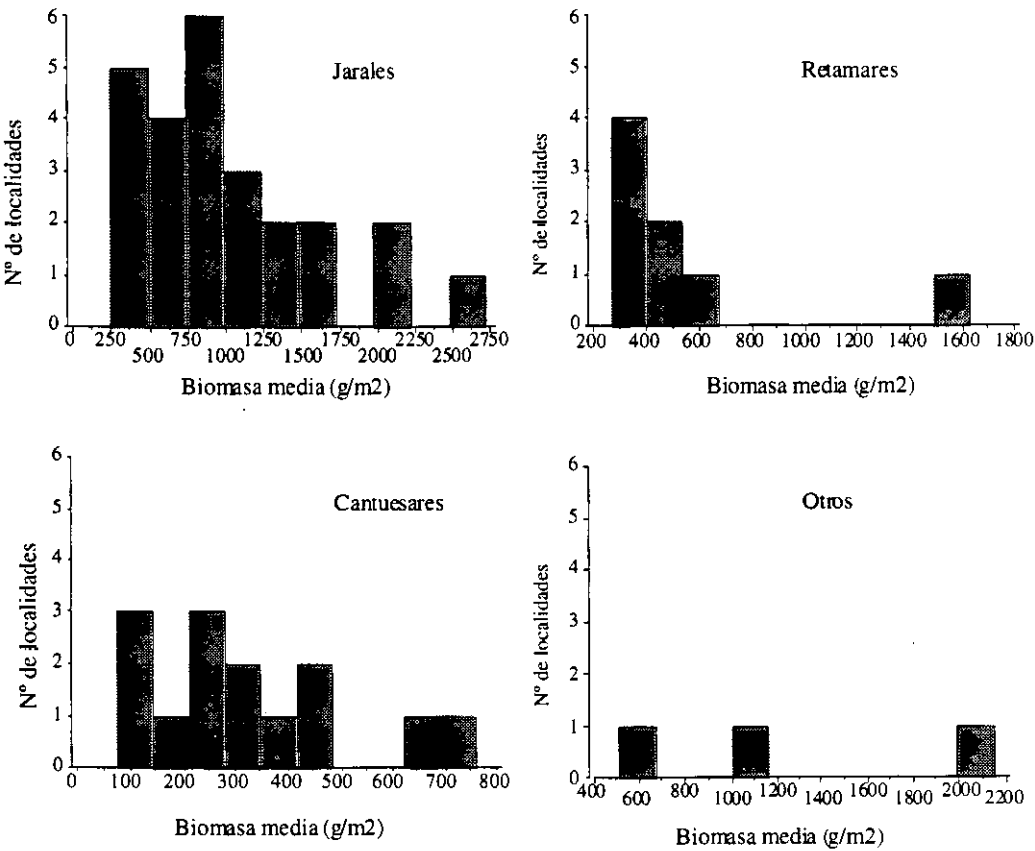


Fig. IV-16. Histogramas que muestran la distribución de valores de biomasa considerando las 4 principales formaciones fisionómicas de matorral del área de estudio.

Tabla IV-16. Valores medios de biomasa en g/m^2 para 4 tipos de comunidad de monte del área de estudio. Las letras a y b indican la existencia de diferencias significativas entre los valores de biomasa (test LSD). Los 4 grupos han sido definidos únicamente en base a la especie responsable de la fisionomía general de la zona de monte.

	Nº de localidades	Biomasa (g/)	
Jarales	25	1033	a
Otros (Brezales)	3	1202	ab
Retamares	8	538	b
Cantuesares	14	320	b

No se ha observado ninguna relación entre los valores de biomasa en el monte y su posición en el gradiente altitudinal del área de estudio o sus características climáticas.

Existe correlación significativa entre los valores de biomasa de leñosas en el monte y ciertos parámetros edáficos del suelo (Tabla IV-17). Así por ejemplo hay

correlación positiva entre la biomasa acumulada y la cantidad de hierro, manganeso, y zinc. La relación entre biomasa, aluminio cambiante y contenido en materia orgánica es de tipo unimodal de manera que la biomasa aumenta con estos parámetros hasta un determinado valor a partir del cual comienza a disminuir.

Tabla IV-17. Valor de correlación (r) entre algunos parámetros edáficos y la biomasa de especies leñosas acumulada en las zonas de monte. Se indica el tipo de relación existente entre ambos parámetros.

	r	p	Regresión
<i>Fe cambiante</i>	0,34	0,0140	lineal
<i>Mn cambiante</i>	0,28	0,0400	lineal
<i>Zn cambiante</i>	0,51	0,0001	lineal
<i>Zn total</i>	0,31	0,0270	lineal
<i>Al cambiante</i>	0,28	0,0480	polinomial 2°
<i>Materia orgánica</i>	0,32	0,0220	polinomial 2°

Los resultados pueden interpretarse considerando que un mayor contenido en oligoelementos esenciales como hierro, manganeso o zinc permiten una mayor acumulación de biomasa al proporcionar más nutrientes a las plantas. En algunos casos como por ejemplo en el del aluminio existe un valor crítico a partir del cual un aumento en la concentración de este elemento ejerce un efecto perjudicial en el desarrollo de las plantas. De todas formas los valores de correlación encontrados son en general muy bajos como para poder generalizar estos resultados. Además el rango de valores de estas variables no puede considerarse suficientemente elevado como para alterar significativamente las condiciones edáficas y que estas a su vez influyan en la acumulación de biomasa de las especies leñosas (Jiménez Ballesta, comunicación personal). Las correlaciones encontradas pueden ser debidas en gran parte al azar, no pudiendo establecer una clara relación causa-efecto entre biomasa y características edáficas.

Por último, se analiza la relación entre la biomasa de leñosas y la densidad de diferentes tipos de herbívoros. Los resultados indican que la densidad de conejo es independiente de este parámetro (la correlación no es significativa). Sin embargo se observa que las zonas de monte con valores de biomasa muy altos (jarales muy densos o brezales) tienen en general pocos conejos. Por el contrario en las zonas con biomasa media o baja existe una gran variabilidad en cuanto a la densidad de lagomorfos. Es decir la extremada densidad de un monte puede ser un factor limitante para los conejos ya que sin duda este tipo de comunidades tienen un estrato herbáceo muy pobre que limita el consumo de herbívoros. Esto no implica las zonas con menos biomasa tengan necesariamente más conejos. Se deduce la existencia de otros factores que regulan la

densidad de conejos en las zonas de monte, como por ejemplo las prácticas cinegéticas en la zona o las interacciones con otros herbívoros. Igual sucede con la densidad de vacas u ovejas, en las que su uso de las zonas de monte no depende de la biomasa que este tenga (correlaciones no significativas). El aprovechamiento que estos herbívoros hacen de las zonas de monte es en general muy escaso, realizándose posiblemente solo en los casos en los que el pasto contiguo no proporciona los recursos necesarios.

6.3. Cobertura herbácea en los sectores de pastizal y relación con otras variables.

Como ya se comentó anteriormente, al no disponer de datos de biomasa de herbáceas, se utiliza la cobertura de estas para la descripción de las zonas de pastizal. Como puede verse en la Fig. IV-17, la mayoría de las localidades se centran en valores entre el 60 y 85% de cobertura (60% de las localidades). Son poco frecuentes los pastizales con menos de un 50% de cobertura, no encontrándose ninguna zona con valores inferiores al 35%. Igualmente son poco frecuentes los valores superiores al 90% (4% de las localidades). En general se observa una cierta tendencia a aumentar la cobertura herbácea con la altitud, asociado a una mayor disponibilidad hídrica, aunque el valor del estadístico r^2 es muy bajo ($r^2=0,15$).

Es posible identificar algunas correlaciones con las variables edáficas (Tabla IV-18). En general estas se observan con elementos cambiables cuya concentración influye directamente sobre el desarrollo de las plantas. Por ejemplo la cobertura herbácea aumentan con las concentraciones de elementos cambiables como hierro, manganeso, calcio, aluminio, o el contenido en nitrógeno hasta alcanzar un valor máximo a partir del cual empiezan a disminuir. Es decir, existe un valor

umbral de concentración de estos elementos, si se supera este valor su efecto resulta contraproducente para el desarrollo de los pastizales. La cantidad de materia orgánica presenta el mismo tipo de correlación con la cobertura herbácea. Otros elementos como

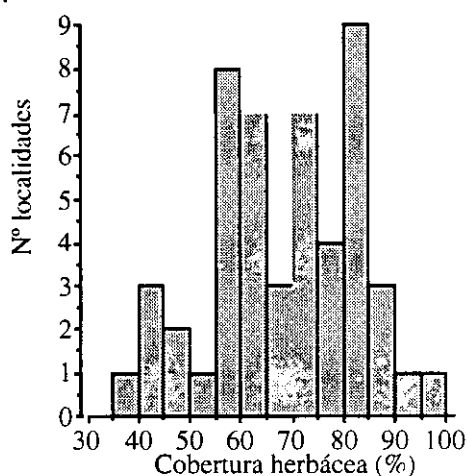


Fig. IV-17. Frecuencia de distribución de los valores de cobertura herbácea en los sectores de pastizal

el sodio o el zinc cambiables no alcanzan un valor crítico en las zonas analizadas de manera que la cobertura de herbáceas aumenta linealmente con la concentración de estos elementos.

Tabla IV-18. Valores de correlación entre la cobertura herbácea en las zonas de pastizal y diversos parámetros edáficos. Se indica en cada caso en tipo de curva de regresión a la que se ajustan los datos.

	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>Regresión</i>
<i>Fe cambiable</i>	0,72	0,0001	polinomial 2°
<i>Mn cambiable</i>	0,55	0,0002	polinomial 2°
<i>Ca cambiable</i>	0,41	0,0100	polinomial 2°
<i>Al cambiable</i>	0,38	0,0210	polinomial 2°
<i>Nitrógeno</i>	0,64	0,0001	polinomial 2°
<i>Materia orgánica</i>	0,63	0,0001	polinomial 2°
<i>Na cambiable</i>	0,45	0,0010	lineal
<i>Zn cambiable</i>	0,58	0,0001	lineal

En cuanto a la relación de la cobertura herbácea con los herbívoros se observa que la densidad de conejos y ovejas es independiente de este parámetro (las correlaciones calculadas no son significativas). Los valores de cobertura herbácea en los pastizales son generalmente muy altos (Fig. IV-17) no siendo un factor limitante para la densidad de estos herbívoros. En el caso de las vacas por el contrario se obtiene una correlación positiva entre ambos parámetros ($r=0,32$). Las zonas con mayor cobertura soportan en general una mayor densidad de estos herbívoros.

6.4. Relación con la diversidad

Teóricamente diversidad y biomasa se relacionan según un patrón unimodal de manera que la diversidad aumenta con la biomasa, hasta alcanzar un determinado valor máximo a partir del cual comenzaría a disminuir (Grime 1973, 1979).

La Fig. IV-18 muestra la relación existente entre diversidad y biomasa de especies leñosas en las 50 localidades de estudio. La correlación observada no responde al patrón teórico que cabría esperar sino que la diversidad disminuyen linealmente con la biomasa ($R=-0,48$; $p=0,0001$).

Considerando la cobertura herbácea como una estima de la biomasa de estas, se observa una relación inversa entre estos dos parámetros (Fig. IV-18). La diversidad aumenta con la cobertura herbácea ($R = 0,45$; $p = 0,0001$).

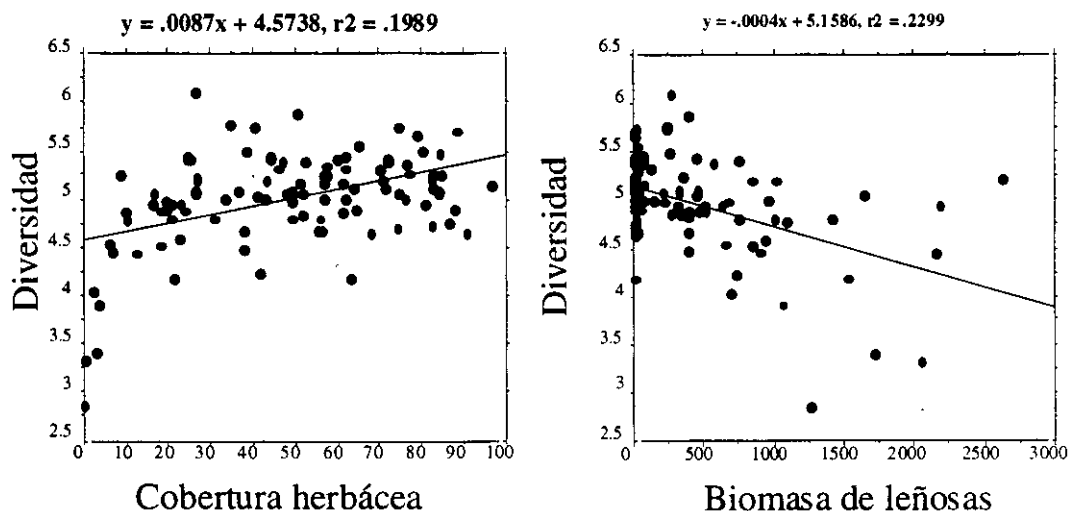


Fig. IV-18. Correlación entre la diversidad en los sectores de monte y los valores de biomasa de leñosas y cobertura herbácea.

En los sistemas monte-pastizal, la máxima diversidad parece estar en las zonas de pastizal, asociada a la importancia de las herbáceas. En las zonas de monte el desarrollo de las leñosas se realiza en detrimento de las herbáceas de manera que por término medio estas zonas siempre van a tener menor diversidad que los pastizales. De esta manera la existencia de leñosas va a implicar en todos los casos una disminución de la diversidad. El valor máximo de diversidad para valores intermedios de biomasa de leñosas no existe ya que este debería corresponder con situaciones en las que la biomasa de leñosas fuera nula (Fig. IV-19). Este máximo sería identificable al considerar datos de biomasa total (leñosas + herbáceas) y estaría probablemente muy próximo al valor de biomasa de leñosas igual a cero. La relación entre diversidad y cobertura herbácea como una estima de la biomasa de estas especies corresponde a la primera mitad de la curva teórica propuesta por Grime. La segunda parte se obtiene al considerar la biomasa de especies leñosas.

Estos resultados apuntan una vez más el importante papel de las especies herbáceas en el mantenimiento de los valores de diversidad en las zonas de monte. La cobertura de estas es, de entre las variables analizadas, la que más se correlaciona con los valores de diversidad. Localidades con valores altos de cobertura de herbáceas (más del 50%) y bajos de biomasa de leñosas, representadas fundamentalmente por cantuesares son las que permiten el

mantenimiento de valores más altos de diversidad. En el extremo opuesto, las localidades con alta acumulación de biomasa de leñosas (como por ejemplo los jarales), impiden lógicamente el desarrollo del estrato herbáceo que es el fundamental responsable de los valores de diversidad. La relación entre estos dos parámetros, cobertura herbácea y biomasa de leñosas, es el principal factor regulador de la diversidad en las zonas de monte. Estos dos parámetros están significativamente correlacionados de forma negativa ($r=-0,435$, $p=0,0016$).

Considerando únicamente las zonas de pastizal no se observa correlación entre la diversidad y los valores de cobertura herbácea cuando se considera el sector como unidad de análisis. Parece pues, que a escala poco detallada, la presión de herbívoros es la responsable de mantener unos valores de diversidad en general muy altos para todas las localidades, independientemente de la cobertura de especies herbáceas. Sin embargo a escalas de análisis más detalladas (parcelas o bandas, Fig. IV-20 a y b respectivamente), diversidad y cobertura herbácea presentan un patrón unimodal. Una cobertura media de herbáceas de 63 o 66 % según la escala permite los máximos valores de diversidad (4,7 y 5,5 respectivamente). Con coberturas inferiores o superiores la diversidad disminuye.

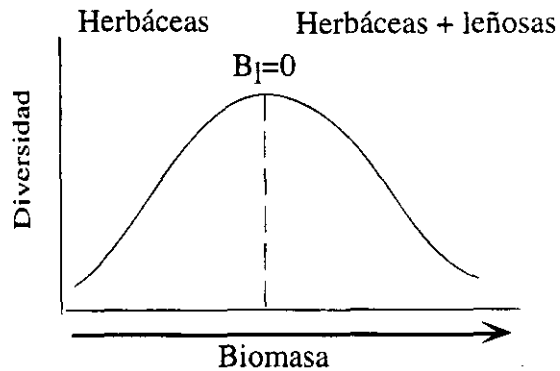


Fig. IV-19. Relación teórica entre diversidad y biomasa

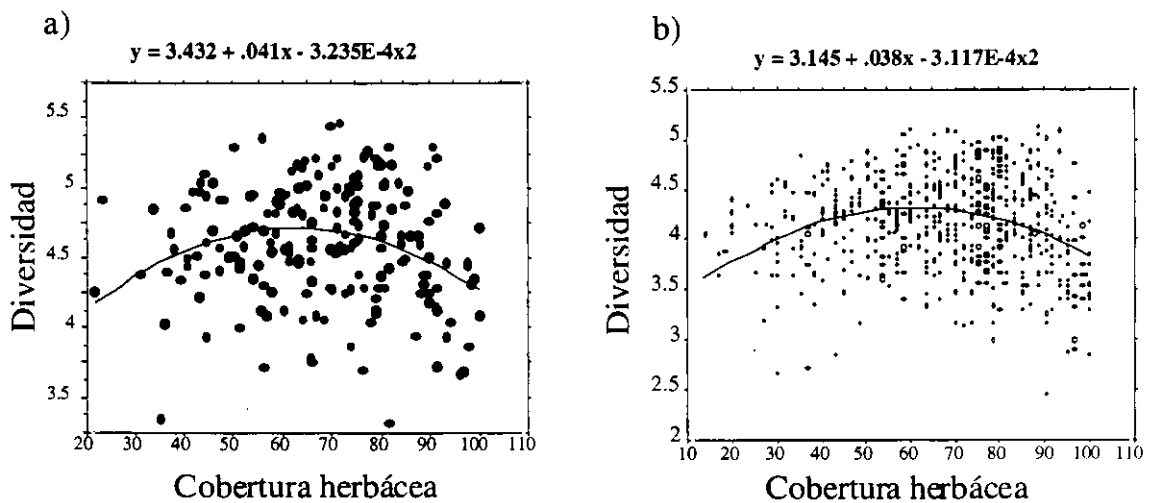


Fig. IV-20. Correlación entre los valores de diversidad y la cobertura herbácea en las zonas de pastizal considerando la parcela (a) o la banda (b) como unidad de análisis.

Por ultimo se analiza la correlación entre diversidad y biomasa, considerando internamente cada uno de los 50 sectores de monte. Es decir se calcula la correlación entre la diversidad de las 12 bandas de monte de una frontera y la biomasa de leñosas que acumula cada una de ellas. Del total de los 50 casos analizados, sólo hay correlación significativa entre estos dos parámetros en 8 de ellos. En el caso de los pastizales se calcula de la misma manera la correlación entre diversidad y cobertura herbácea, obteniéndose correlación significativa en sólo en 7 de las 50 zonas analizadas.

Los resultado indican la falta de correlación entre estos dos parámetros al considerar individualmente cada una de los sectores de monte y pastizal que dan lugar a la formación de fronteras. Sin embargo teniendo en cuenta simultáneamente monte y pastizal, es decir considerando las 24 bandas de cada transecto, se observa correlación en un 68 % de los casos. Este resultado no contradice a los anteriores, ya que en este caso se están considerando dos comunidades muy distintas, un pastizal con altos valores de diversidad y baja biomasa y una zona de monte con valores más bajos de diversidad y alta biomasa. La correlación entre diversidad y biomasa es significativa al disponer de los dos extremos de valores.

Es decir, la relación entre diversidad y biomasa o cobertura herbácea solo se expresa a escalas de poco detalle (nivel se sector) en el que incluyen una gran heterogeneidad de situaciones. Al analizar internamente los sectores de monte o pastizal, los valores de diversidad no están asociados en general a los patrones de variación de la biomasa o la cobertura herbácea.

6.5. Relación entre la tensión en la frontera y los valores de diversidad

La tensión en una zona de frontera se cuantifica por las diferencias existentes entre las dos unidades en contacto. Teóricamente, la intensidad de la tensión condiciona las conexiones y flujos entre ellas, pudiendo afectar de esta manera a los valores de diversidad.

Se analiza a continuación la relación existente entre estos dos parámetros. La tensión se ha cualificado de dos maneras: como diferencias en los valores de biomasa de especies leñosas o como diferencias en cuanto a cobertura herbácea. Se considera tanto la tensión global entre dos grandes áreas como son los sectores de monte y pastizal (400 m² cada uno) como la existente en áreas más pequeñas centradas en la línea de frontera que separa el monte del pastizal. A esta escala detallada se considera la tensión entre las dos parcelas o bandas más próximas y que pertenecen una al monte y otra al pastizal.

Los resultados indican la falta de correlación entre la diversidad de la frontera y la tensión estimada como la diferencia de biomasa leñosa o de cobertura herbácea entre los sectores de monte y pastizal. Tampoco se obtiene correlación al considerar la tensión a una escala más detallada centrada en la línea de frontera, es decir calculando la tensión existente entre las parcelas 4 y 5 o entre las bandas 12 y 13.

La tensión de biomasa leñosa observada entre los dos sectores, entre las parcelas 4 y 5 o entre las bandas 12 y 13 únicamente presenta correlación significativa con los valores de diversidad del monte. En estos casos la diversidad disminuye al aumentar la tensión ($R=-0,48$; $-0,56$ y $-0,57$, $p<0,0005$ respectivamente). Estos resultados coinciden con las relaciones obtenidas anteriormente entre diversidad de la frontera y biomasa ya que, debido a los bajos valores de biomasa leñosa en las zonas de pastizal, las diferencias de valores entre monte y pastizal (tensión entre sectores) son prácticamente equivalentes a los valores medidos en las zonas de monte. De hecho, tensión y biomasa en el monte son dos parámetros altamente correlacionados ($R=0,995$; $p=0,0001$). De esta manera la disminución de la diversidad en el monte no es realmente consecuencia de la tensión entre los dos subsistemas, sino que depende de la cantidad de biomasa leñosa acumulada en el área de monte.

En el caso de los pastizales no se ha obtenido correlación significativa entre la diversidad de este sector y la tensión (de biomasa o cobertura herbácea) entre sectores, parcelas o bandas.

V. Caracterización florística de las fronteras y su relación con la diversidad y la biomasa

1. Introducción

El principal objetivo de este capítulo es analizar la estructura a la que da lugar la composición florística en las fronteras monte-pastizal y su relación con los valores de diversidad. Se parte de la base de que esta estructura, entendida como la distribución diferencial de la vegetación y la consiguiente heterogeneidad espacial, es el resultado tanto de las características intrínsecas propias de cada localidad, como de las interacciones y la tensión existente entre los distintos elementos del territorio (Wiens *et al.* 1985; Tilman 1982). La biomasa que los sistemas acumulan, como una medida de la cantidad de energía capitalizada, se plantea como uno de los principales indicadores de esta tensión y como tal será analizada en este capítulo.

1.1. Estructura florística

La estructura de las zonas de frontera depende de la escala espacial y temporal de observación (Delcourt y Delcourt 1992). Aunque las localidades seleccionadas para este estudio se incluyen en el nivel de microescala (Delcourt *et al.* 1983; O'Neil *et al.* 1986; Urban *et al.* 1987; Delcourt y Delcourt 1987b; Delcourt y Delcourt 1988), se han distinguido a su vez tres niveles principales de jerarquización según se considere el sector (400 m^2) la parcela (100 m^2) o la banda (10 m^2) como unidad de análisis. El capítulo se organiza en base a estas tres escalas.

Así, el grado de heterogeneidad espacial de la vegetación se analizará desde una escala poco detallada dividiendo la frontera en dos unidades consideradas en principio internamente homogéneas (por ejemplo sectores de matorral-pastizal), hasta una escala de mucho detalle en la que cada una de las unidades anteriores es subdividida en pequeñas porciones (por ejemplo bandas, ver esquema de muestreo en apartado II.3). Las dos situaciones anteriores marcan los extremos de un gradiente de posibilidades para las cuales es posible registrar un valor diferente de heterogeneidad espacial de la vegetación.

En el apartado 3 se analiza la heterogeneidad espacial considerando un amplio gradiente de posibilidades. Con este análisis se pretende identificar si la escala a la que se expresa la heterogeneidad florística en las zonas de fronteras es de grano grueso o fino, permitiendo una primera visión general sobre la estructura de las fronteras. La metodología empleada permitirá identificar la escala a la cual se expresa la máxima heterogeneidad florística tanto a nivel de toda la frontera o internamente considerando los sectores de monte y pastizal.

Desde el punto de vista fisionómico sin embargo, las fronteras están claramente segregadas en dos sectores, monte y pastizal. Las características de cada uno de ellos desde un punto de vista florístico serán descritas en el apartado cuarto. El objetivo de este es tipificar las comunidades de monte y pastizal que dan lugar a la formación de fronteras en el área de estudio y determinar la posible asociación espacial entre ellas. Un objetivo paralelo es identificar posibles patrones espaciales en el paisaje considerando este como la posición relativa de unas unidades de vegetación con respecto a otras.

La siguiente escala de análisis, es decir el nivel de parcela se desarrolla en el apartado número cinco. Se pretende identificar la heterogeneidad florística existente dentro del monte y del pastizal y las comunidades que dan lugar a dicha heterogeneidad. Al considerar las fronteras divididas en 8 parcelas es posible identificar la existencia de mosaicos de distinto tamaño. La existencia de mosaicos en una frontera y la composición florística que los caracteriza se identificarán en base a un análisis de clasificación del total de parcelas que forman las 50 localidades de estudio. Además, este análisis permiten identificar la localización de la frontera o fronteras florísticas a lo largo de un transecto de muestreo, las cuales pueden o no coincidir con la existencia de un cambio en la fisionomía de la vegetación.

1.2. Diversidad

Paralelamente a la descripción de la composición florística a las diferentes escalas de análisis se estudia su relación con los valores de diversidad. Se analiza si los cambios en la estructura de las comunidades que varían según la escala de análisis se relacionan con cambios en los valores de diversidad.

La relación entre la heterogeneidad espacial y la diversidad biológica ha ocupado a numerosos investigadores (During *et al.* 1988; Rescia *et al.* 1994; Rescia *et al.* 1995; Palmer y Maarel 1995). Son muchos los estudios que analizan variaciones discretas de la diversidad a escalas geográficas o regionales (Whittaker y Niering 1965; Pianka 1966; MacArthur y Wilson 1967; Currie 1981; Shmida y Wilson 1985; Currie y Paquin 1987; Stevens 1989; Scheiner y Rey-Benayas 1994), así como a escalas de cierto detalle espacial (MacArthur 1965; Grubb 1977; Huston 1985; Fowler 1986; Glenn-Lewin y Ver Hoef 1988; Casado *et al.* 1989).

La diversidad se ha explicado también relacionando sus valores con factores ecológicos, como por ejemplo evapotranspiración potencial, características edáficas, producción, etc. Pero los valores registrados de las distintas variables en cada localidad se refieren en general a una única escala espacial (MacArthur 1965), no teniéndose en cuenta que diferentes escalas de detalle pueden mostrar relaciones de diferente intensidad con la diversidad. Esto puede ocurrir, entre otras razones, por cambiar la proporcionalidad de los conjuntos de valores analizados (Glenn-Lewin y Ver Hoef 1988; Magurran 1989; Moore y Keddy 1989; Huston 1994). Ocurre además, que los factores ambientales actúan a diferentes escalas espaciales, para las cuales las correlaciones con la diversidad del lugar pueden ser diferentes.

En este sentido en el apartado 3, a la vez que se plantea un análisis global de la heterogeneidad en las zonas de frontera, se presenta un estudio que analiza su relación con la diversidad, estimada como la riqueza de especies, a distintas escalas de análisis. Se pretende demostrar que la riqueza de especies aumenta con la heterogeneidad espacial de estas ("narrower niches hypothesis", Pianka 1983; Begon *et al.* 1987; Diamond 1988; Huston 1994), y que la relación entre estos dos parámetros varía según la escala de análisis considerada.

Por otro lado se describen las diferencias en composición florística que dan lugar a distintas comunidades de monte y pastizal y su relación con los valores de diversidad. Dicha relación se analiza tanto a nivel de sector (apartado 4) como de parcela (apartado 5). Se estudia además como afecta la relación florística existente entre monte y pastizal a los valores de diversidad. Se pretende comprobar la hipótesis de que las diferencias en composición florística a ambos lados de la frontera (tensión florística) están relacionada con la variación de su diversidad a escala regional.

1.3. Interacción entre unidades

La estructura de las zonas de frontera determina la existencia de interacciones entre unidades de distintas características que dan lugar a una situación de tensión. Son muchos los trabajos que hablan de la existencia de esta tensión y de su importancia en la regulación de los flujos de energía entre los sistemas sin embargo muy pocos se han centrado en cuantificarla. En este capítulo se cuantifica desde dos puntos de vista. Primero en base a la composición florística y segundo en base a la biomasa de leñosas que acumula el sistema. Esta última se considera como tensión termodinámica ya que la biomasa puede ser entendida como una forma de expresión de la cantidad de energía que fluye por un sistema (Margalef 1963; Odum 1975; Rosenzweig y Abramsky 1993). El objetivo es describir la tensión y su relación con la estructura de la frontera es analizar su influencia en los valores de diversidad. Se plantea como hipótesis que el tipo y la intensidad de la tensión que se establece entre los dos subsistemas, ya sea desde un punto de vista florístico o termodinámico (biomasa acumulada) condiciona los valores de diversidad. La intensidad de la tensión está relacionada con las diferencias entre los dos subsistemas desde un punto de vista principalmente cuantitativo. Así la tensión florística entre dos unidades será cuantificada a distintas escalas (apartados 4, 5 y 6) en función de las diferencias en cuanto a las especies presentes en cada unidad y los valores de biomasa acumulados. En cuanto a la tipología asociada a la tensión se refiere a la forma en la que se realiza la transición de uno a otro sistema o, en otras palabras, la forma en la que se reparte esta tensión. La intensidad de la tensión y su relación con la estructura de la frontera, a nivel regional se describe en los apartados 4 y 5.

2. Material y método

2.1. Amplitud de nicho como medida de la heterogeneidad espacial.

La heterogeneidad espacial de una formación vegetal (Margalef 1974; Rescia *et al.* 1994; Li y Reynolds 1995) se explica por la nitidez con que se segregan en el espacio los nichos espaciales promedios (Pielou 1975) o individuales (De Pablo *et al.* 1982) de las especies presentes. Tal segregación puede resultar de varias causas, entre ellas las interacciones competitivas o mutualistas entre diferentes grupos de especies, las respuestas individuales al ambiente físico o una combinación de estos fenómenos a lo largo del tiempo (Whittaker 1967; Whittaker 1969; Shimwell 1971; Connell y Slatyer 1977; Fowler 1986).

El grado de heterogeneidad de la vegetación ha sido cuantificado en cada frontera mediante el cálculo de la amplitud de nicho promedio de las especies (A). La función matemática de A puede encontrarse en el capítulo 2. Este parámetro ha sido utilizado con éxito en numerosos trabajos para detectar cambios en la estructura de las especies o conductas de animales en el tiempo o en el espacio (Pineda *et al.* 1981b; Pineda *et al.* 1988a; Casado *et al.* 1989; de Miguel *et al.* 1991).

En cada frontera se ha calculado el valor de amplitud de nicho de cada especie (A_i) para diferentes subdivisiones del transecto, lo que permite analizar el grado de heterogeneidad espacial de las especies a diferentes escalas de detalle. Las distintas escalas resultan de dividir el transecto en 2, 3, 4, 6, 8, 12 ó 24 partes iguales. La subdivisión en dos partes coincide con la división fisionómica del transecto en monte y pastizal. Para cada localidad y cada escala se ha obtenido el valor medio de A_i . Este valor es denominado amplitud de nicho promedio (A). Los valores de A analizados en forma de espectro, muestran los cambios de la estructura de un grupo de elementos (especies) distribuidos a lo largo de un transecto (Margalef 1974; Pineda *et al.* 1981b). A alcanza su valor mínimo (cero) cuando cada especie es encontrada sólo en una observación del transecto, y el

máximo (1) cuando todas las especies están equitativamente distribuidas en las observaciones. El valor mínimo de A en el espectro calculado para cada localidad informa sobre la escala a la que se manifiesta la máxima segregación espacial de las especies y por tanto la escala de máxima heterogeneidad espacial. El valor absoluto de A permite además cuantificar la tensión florística entre las unidades consideradas. Un valor de A elevado indica que las unidades comparadas tienen un alto número de especies en común (baja tensión florística). Cuanto más bajo sea este valor, menos especies tendrán en común y por tanto menor será la tensión florística. Es importante tener en cuenta que los valores de A_i se calculan en cada localidad independientemente de las demás, es decir, una determinada especie puede tener una amplitud de nicho muy alta en una localidad y muy baja en otra.

Para su cálculo se han utilizado los datos de frecuencia procedentes del muestreo de vegetación de 1991. Las especies han sido divididas en leñosas y herbáceas.

2.2. Tipificación de las comunidades de monte y pastizal

En cada sector se han considerado datos de frecuencia de especies sobre un total de 36 cuadrados de 20x20 (n° de cuadrados elementales de muestreo que tiene cada sector, ver apartado II.3). En los muestreos realizados se han identificado un total de 422 especies (ver Anexo I), En los análisis realizados este número total de especies se ha reducido a 264 al eliminar aquellas que únicamente aparecían en uno o dos sectores. A estas 264 hay que añadir una variable más, ya que el taxon *Quercus ilex* subsp. *ballota* ha sido descompuesto en dos, según tenga porte arbóreo o arbustivo. Esta distinción se ha considerado necesaria ya que la caracterización de una comunidad puede ser muy distinta según el porte que esta especie presente. La eliminación de las especies raras es una práctica recomendada en la aplicación de análisis multivariantes (Whittaker 1978; Legendre y Legendre 1984).

La tipificación de las comunidades utilizando el sector como unidad de análisis se ha realizado mediante un análisis de clasificación (UPGMA) aplicado a una matriz de 100 observaciones (50 sectores de monte y 50 de pastizal) por 265

variables. El nivel de corte en el dendrograma resultante ha sido determinado en base al análisis de amplitud de nicho promedio de las especies (ver apartado II.4). La caracterización florística de cada uno de los grupos se ha realizado mediante el test de la menor diferencia significativa (Test LSD) de comparación múltiple y simultánea de medias.

2.3. Clasificación de parcelas

Para conocer la heterogeneidad interna de montes y pastizales en base a su composición florística se ha realizado un análisis de clasificación considerando la parcela como unidad de análisis. Se parte así de una matriz de 265 especies por el total de parcelas ($8 \times 50 = 400$). Esta matriz incluye datos de frecuencia de especies sobre un total de 9 unidades elementales de muestreo (ver capítulo II).

La caracterización de los grupos obtenidos y las diferencias existentes entre ellos en base a distintos parámetros se analizan mediante comparación múltiple y simultánea de medias (test LSD).

2.4. Tensión florística y termodinámica

La tensión florística entre dos observaciones se ha cuantificado mediante el índice de similitud Jaccard (Jaccard 1908; Feith 1983).

Este índice cuantifica la semejanza entre dos observaciones, dando un mayor peso a la presencia de especies que a la frecuencia de estas. De este modo la tensión entre dos observaciones será mayor cuanto más distintas sean las especies que lo forman. Este parámetro varía de 0 a 1. El valor máximo se obtiene cuando las dos observaciones están formadas por las mismas especies (tensión mínima). En el extremo opuesto (valor 0) no hay ninguna especie coincidente entre ellos, lo que indica una situación de máxima tensión.

Entendemos por tensión termodinámica entre dos unidades, las diferencias en cuanto a la biomasa acumulada. Dado que no se ha cuantificado la biomasa de

especies herbáceas, se considera esta en función únicamente de las especies leñosas. La tensión será mayor cuanto mayores sean las diferencias en este sentido entre las unidades a comparar.

3. Diversidad y organización espacial. Enfoque general.

Se plantea en este apartado un primer enfoque sobre la heterogeneidad florística en las fronteras monte pastizal. Se pretende analizar la estructura de cada una de las 50 localidades sin entrar en las características que definen a cada una de las unidades identificadas, que será objeto de estudio en apartados posteriores. En principio, las fronteras han sido divididas en dos sectores (monte y pastizal). Esta división determina una primera escala de heterogeneidad espacial basada únicamente en criterios fisionómicos que en parte pueden estar influidos por la subjetividad del muestreador. Esta escala “fisionómica” no tiene que coincidir necesariamente con la escala a la que se expresa la organización espacial de la composición florística de las comunidades. Además, el grado de heterogeneidad espacial de la vegetación puede variar según la escala a la que se analice la frontera. Desde una escala de poco detalle dividiendo esta en dos unidades consideradas en principio internamente homogéneas (por ejemplo sectores de matorral y pastizal), hasta una escala de mucho detalle en la que cada uno de los sectores anteriores es subdividido en pequeñas unidades. Las dos situaciones anteriores marcan los extremos de un gradiente de posibilidades para las cuales es posible registrar un valor de heterogeneidad espacial de la vegetación. Este gradiente de posibilidades surge de la división de los transectos de muestreo en 2, 3, 6, 8, 12, 14 ó 24 partes iguales como se ha explicado en el apartado de metodología.

En segundo lugar se pretende analizar la relación entre heterogeneidad espacial y diversidad. La hipótesis del estrechamiento del nicho ('narrower niches hypothesis', Pianka 1978; Begon *et al.* 1987; Diamond 1988; Huston 1994) pretende explicar la variabilidad espacial de la diversidad. Considera que la riqueza de especies de un lugar se asocia con disminuciones del rango de los recursos utilizados por las especies –una mayor especialización de sus nichos (Dobzhansky 1950; McCoy y Connor 1980; de Pablo *et al.* 1982; Rapoport 1982; Stevens 1989; Stevens 1992)–. Desde el punto de vista del nicho espacial, comunidades con mayor riqueza contendrían más especies ocupando éstas lugares más restringidos. El nivel de detalle considerado al medir la amplitud del nicho espacial puede condicionar, sin embargo, la intensidad de la relación con la riqueza.

En este apartado se analiza la relación entre la diversidad, estimada como la riqueza de especies, y la especialización del nicho espacial de comunidades vegetales para diferentes escalas de detalle. Se estudia esta relación tomando como referencia las

50 localidades de estudio. Se asume que la elección de este tipo de frontera ecológica puede introducir un cierto componente de subjetividad: las unidades apreciables en el paisaje proporcionan una primera escala de heterogeneidad –fisionómica– que no tiene que coincidir necesariamente con la de los procesos de organización espacial de las comunidades que influirían en su diversidad. Si, efectivamente, esta coincidencia no existiera, el reconocimiento de la heterogeneidad de un territorio mediante criterios fisionómicos podría tener poca validez en la gestión de su diversidad biológica.

Por otro lado, conocer la escala que mejor expresa la relación entre riqueza y heterogeneidad espacial puede ayudar a entender los factores o procesos que regulan la diversidad.

En resumen los objetivos concretos propuestos en este apartado son: i) describir la heterogeneidad espacial de las fronteras monte-pastizal, ii) comprobar la hipótesis del estrechamiento de nicho para comunidades vegetales mediterráneas propias de espacios heterogéneos con fronteras monte-pastizal, y iii) observar la escala para la cual la relación entre riqueza y nicho espacial de la comunidad es más evidente: si se alcanza esta relación a escala de grandes sectores (monte-pastizal), las localidades con mayor riqueza deberían mostrar una más clara segregación espacial de sus especies entre el monte y el pastizal que dentro de estos espacios.

3.1. La localidad como unidad de análisis

En el presente apartado se cuantifica el grado de heterogeneidad de la vegetación en cada frontera mediante el cálculo de la amplitud de nicho promedio de las especies de cada localidad (A) para diferentes subdivisiones del transecto local es decir, dividiendo este en 2, 3, 4, 6, 8, 12, 14 ó 24 partes iguales (Tabla V-1). Se han considerado por separado las especies herbáceas y leñosas por el desigual peso que tienen ambos grupos de plantas sobre la distribución de toda la vegetación, al ser las herbáceas las que tienen el mayor número de especies. La consideración conjunta de ambos tipos de plantas proporcionaría resultados muy redundantes con los obtenidos por las especies herbáceas en solitario.

Para las especies leñosas la máxima segregación coincide en todos los casos con el nivel espacial de menor detalle, que subdivide el transecto en monte y pastizal, lo cual resulta lógico ya que las fronteras han sido definidas en base a la fisionomía de estas especies. Con las herbáceas ocurre prácticamente lo mismo, aunque hay 5 localidades que alcanzan la máxima segregación a niveles diferentes al de la división de la frontera en dos sectores.

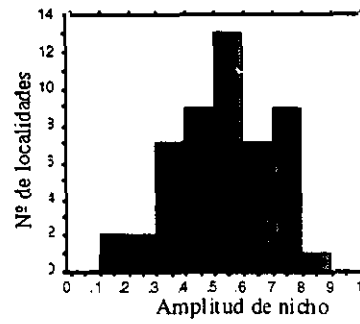


Fig. V-1. Histograma de frecuencias de los valores de amplitud de nicho promedio calculada para divisiones de las localidades en dos sectores.

Este resultado implica que la máxima tensión florística se obtiene en la mayoría de los casos al considerar la frontera dividida en dos sectores. Pero es importante tener en cuenta las diferencias entre localidades. Desde aquellas con una tensión florística muy fuerte, como por ejemplo la frontera 19 ($A=0,10$), hasta otras en las que esta es muy débil (frontera 48 por ejemplo, $A=0,77$), pasando por una amplia gama de situaciones intermedias (Fig. V-1).

Tabla V-1. Valores de A obtenidos de analizar la heterogeneidad de la vegetación herbácea y leñosa en todas las fronteras (filas) a diferentes escalas de detalle espacial o subdivisiones del transecto (columnas). Los números subrayados indican el valor mínimo de A para cada localidad.

F	Herbáceas							Leñosas						
	2	3	4	6	8	12	24	2	3	4	6	8	12	24
2	0,76	0,81	0,79	0,80	0,78	0,77	<u>0,75</u>	<u>0,28</u>	0,55	0,52	0,58	0,60	0,63	0,65
3	<u>0,52</u>	0,58	0,60	0,62	0,63	0,65	0,64	<u>0,00</u>	0,50	0,47	0,51	0,55	0,61	0,66
4	<u>0,67</u>	0,72	0,73	0,75	0,73	0,73	0,71	<u>0,49</u>	0,58	0,65	0,69	0,72	0,71	0,70
5	0,63	0,63	<u>0,65</u>	0,68	0,67	0,68	0,67	<u>0,12</u>	0,13	0,34	0,41	0,44	0,49	0,49
6	<u>0,28</u>	0,58	0,55	0,81	0,62	0,65	0,65	<u>0,00</u>	0,54	0,47	0,53	0,57	0,60	0,58
7	<u>0,51</u>	0,68	0,60	0,64	0,64	0,66	0,65	<u>0,10</u>	0,47	0,40	0,49	0,49	0,50	0,46
8	<u>0,36</u>	0,52	0,45	0,52	0,50	0,53	0,55	<u>0,03</u>	0,20	0,31	0,39	0,45	0,50	0,54
9	<u>0,38</u>	0,47	0,51	0,51	0,53	0,55	0,55	<u>0,00</u>	0,53	0,47	0,57	0,59	0,65	0,67
11	<u>0,40</u>	0,49	0,52	0,52	0,47	0,52	0,83	<u>0,10</u>	0,44	0,20	0,35	0,31	0,35	0,38
12	<u>0,53</u>	0,63	0,59	0,62	0,62	0,63	0,62	<u>0,20</u>	0,34	0,46	0,49	0,55	0,54	0,60
13	<u>0,55</u>	0,59	0,64	0,65	0,66	0,66	0,67	<u>0,19</u>	0,31	0,42	0,52	0,53	0,57	0,60
14	<u>0,29</u>	0,57	0,52	0,58	0,57	0,59	0,59	<u>0,32</u>	0,69	0,61	0,65	0,68	0,73	0,74
15	<u>0,42</u>	0,60	0,59	0,61	0,61	0,62	0,62	<u>0,00</u>	0,45	0,43	0,53	0,61	0,66	0,72
16	<u>0,55</u>	0,63	0,64	0,65	0,68	0,69	0,68	<u>0,00</u>	0,25	0,40	0,45	0,49	0,54	0,52
17	<u>0,61</u>	0,69	0,70	0,72	0,70	0,71	0,68	<u>0,35</u>	0,60	0,62	0,67	0,71	0,72	0,77
18	0,72	0,76	0,74	0,72	0,71	0,71	<u>0,69</u>	<u>0,32</u>	0,59	0,60	0,63	0,62	0,65	0,63
19	<u>0,10</u>	0,47	0,44	0,53	0,57	0,60	0,63	<u>0,00</u>	0,51	0,42	0,54	0,59	0,59	0,60
20	<u>0,73</u>	0,78	0,76	0,77	0,75	0,76	0,74	<u>0,33</u>	0,71	0,64	0,69	0,68	0,69	0,68
21	<u>0,58</u>	0,69	0,68	0,71	0,71	0,72	0,70	<u>0,25</u>	0,54	0,57	0,65	0,67	0,72	0,74
22	<u>0,45</u>	0,56	0,56	0,60	0,60	0,62	0,64	<u>0,00</u>	0,49	0,45	0,54	0,58	0,62	0,66
23	<u>0,62</u>	0,66	0,71	0,70	0,68	0,70	0,70	<u>0,00</u>	0,31	0,33	0,40	0,49	0,50	0,56
24	<u>0,34</u>	0,53	0,55	0,58	0,60	0,62	0,63	<u>0,00</u>	0,29	0,37	0,33	0,38	0,31	0,31
25	<u>0,40</u>	0,57	0,56	0,61	0,60	0,64	0,65	<u>0,03</u>	0,50	0,48	0,55	0,56	0,63	0,63
26	<u>0,47</u>	0,59	0,58	0,59	0,57	0,58	0,58	<u>0,08</u>	0,31	0,33	0,42	0,45	0,49	0,54
27	<u>0,39</u>	0,60	0,58	0,62	0,63	0,66	0,66	<u>0,00</u>	0,54	0,47	0,57	0,59	0,65	0,67
28	<u>0,50</u>	0,58	0,56	0,61	0,61	0,63	0,64	<u>0,00</u>	0,22	0,30	0,42	0,48	0,52	0,56
29	<u>0,75</u>	0,78	0,77	0,79	0,79	0,78	0,77	<u>0,54</u>	0,56	0,64	0,66	0,68	0,71	0,75
30	<u>0,58</u>	0,71	0,68	0,71	0,69	0,71	0,69	<u>0,52</u>	0,75	0,67	0,67	0,71	0,71	0,70
31	0,86	0,86	0,86	0,85	0,85	0,84	<u>0,82</u>	<u>0,45</u>	0,56	0,58	0,63	0,68	0,69	0,67
32	<u>0,56</u>	0,64	0,60	0,64	0,63	0,62	0,63	<u>0,36</u>	0,57	0,58	0,66	0,67	0,69	0,70
33	<u>0,39</u>	0,57	0,56	0,59	0,61	0,63	0,64	<u>0,46</u>	0,62	0,67	0,71	0,77	0,78	0,81
34	<u>0,57</u>	0,71	0,69	0,72	0,72	0,73	0,74	<u>0,22</u>	0,61	0,59	0,67	0,70	0,74	0,76
35	<u>0,49</u>	0,70	0,68	0,73	0,74	0,75	0,76	<u>0,18</u>	0,49	0,55	0,60	0,62	0,66	0,68
36	<u>0,38</u>	0,49	0,50	0,54	0,56	0,58	0,58	<u>0,11</u>	0,35	0,43	0,44	0,50	0,51	0,55
37	<u>0,75</u>	0,81	0,80	0,82	0,81	0,82	0,81	<u>0,00</u>	0,51	0,47	0,58	0,62	0,66	0,69
38	<u>0,37</u>	0,60	0,53	0,59	0,64	0,62	0,64	<u>0,16</u>	0,45	0,43	0,50	0,52	0,54	0,55
39	<u>0,48</u>	0,55	0,53	0,55	0,57	0,57	0,56	<u>0,41</u>	0,59	0,52	0,62	0,53	0,59	0,56
41	<u>0,44</u>	0,65	0,60	0,65	0,65	0,68	0,68	<u>0,23</u>	0,58	0,43	0,49	0,54	0,56	0,60
42	<u>0,48</u>	0,64	0,61	0,64	0,66	0,66	0,66	<u>0,28</u>	0,71	0,56	0,64	0,66	0,69	0,70
43	0,78	0,80	0,78	0,80	0,78	0,78	<u>0,76</u>	<u>0,24</u>	0,51	0,51	0,59	0,65	0,65	0,69
44	0,78	0,78	0,79	0,79	0,78	0,78	<u>0,77</u>	<u>0,50</u>	0,88	0,67	0,72	0,72	0,74	0,72
45	<u>0,51</u>	0,56	0,60	0,60	0,61	0,64	0,64	<u>0,12</u>	0,57	0,46	0,54	0,58	0,65	0,70
46	<u>0,56</u>	0,69	0,70	0,71	0,73	0,74	0,73	<u>0,00</u>	0,53	0,47	0,57	0,64	0,66	0,73
47	<u>0,66</u>	0,68	0,71	0,73	0,74	0,75	0,74	<u>0,24</u>	0,55	0,60	0,65	0,70	0,73	0,77
48	<u>0,77</u>	0,85	0,81	0,82	0,80	0,81	0,79	<u>0,00</u>	0,61	0,49	0,60	0,59	0,66	0,66
49	<u>0,18</u>	0,59	0,50	0,58	0,60	0,64	0,64	<u>0,63</u>	0,73	0,72	0,76	0,74	0,77	0,74
50	<u>0,69</u>	0,72	0,73	0,75	0,74	0,75	0,74	<u>0,00</u>	0,49	0,45	0,55	0,55	0,61	0,63
51	<u>0,70</u>	0,78	0,75	0,77	0,76	0,75	0,74	<u>0,00</u>	0,54	0,47	0,58	0,63	0,68	0,73
52	<u>0,50</u>	0,64	0,66	0,67	0,67	0,69	0,68	<u>0,07</u>	0,42	0,45	0,54	0,58	0,58	0,61
53	<u>0,67</u>	0,71	0,71	0,73	0,72	0,73	0,72	<u>0,25</u>	0,47	0,45	0,62	0,44	0,56	0,56

El resultado valida en principio la división de los transectos locales por criterios fisionómicos. Esto, que puede resultar evidente para las plantas leñosas –cuyo porte y apariencia son buenos elementos diferenciadores– no lo es tanto cuando se observa en el campo la distribución de las herbáceas. Ambos tipos de plantas responden, sin embargo, a una misma estructura espacial. Es posible pensar que la ocupación espacial por especies leñosas sea la responsable de crear un ambiente particular (microclima, tipo de suelo generado etc.) que determina la segregación de las herbáceas. La acción diferencial del ganado puede considerarse también un elemento diferenciador de los tipos de comunidades vegetales presentes. De hecho, la gestión ganadera tradicional en el área de estudio favorece una segregación espacial muy clara de la vegetación en unidades de monte y pastizal (Casado *et al.* 1985; Gómez Sal *et al.* 1992) lo que parece ser más importante que otros factores ecológicos que pueden actuar a niveles de mayor detalle. Aunque efectivamente la máxima heterogeneidad espacial se obtiene al considerar el transecto dividido en dos sectores, es importante tener en cuenta ciertas consideraciones:

En primer lugar es interesante comparar los valores de A obtenidos en cada localidad para diferentes escalas de agregación. En el caso de la vegetación herbácea se observa que en un número relativamente elevado de localidades (36% del total) los valores de A obtenidos son muy semejantes en todas las escalas consideradas de manera que la diferencia entre el valor máximo y el mínimo de A es menor o igual a 0,09. A modo de ejemplo pueden verse las localidades 2, 5 y 18 en las que la máxima segregación espacial se ha obtenido al dividir la frontera en 24, 4 y 2 unidades respectivamente. Todos estos casos pueden considerarse como localidades en las que la heterogeneidad de la frontera es prácticamente la misma al dividir esta en 2, 3, 4, 6, 12 ó 24 unidades. Es decir pueden ser situaciones de gran homogeneidad interna.

En el caso de las especies leñosas lógicamente las diferencias en los valores de A medidos en cada localidad a diferentes niveles de agregación, son siempre mayores ya que en principio las fronteras han sido definidas precisamente por la presencia/ausencia de estas especies, lo cual condiciona todas las escalas de análisis.

En segundo lugar, hay que tener en cuenta que este análisis considera divisiones del transecto de igual tamaño lo cual no tiene por qué responder a la realidad del territorio. Efectivamente la máxima heterogeneidad en una localidad es al considerar esta dividida en dos sectores, pero estos no tienen por qué ser iguales. Asumir este nivel de heterogeneidad implica aceptar que la línea trazada, en base a la fisionomía de la vegetación, para separar monte y pasto coincide con una línea de separación en cuanto a

la composición florística. De hecho puede pensarse que la frontera fisionómica entre monte y pastizal esté desplazada algunos metros con respecto a la florística.

Estos dos aspectos hacen necesario el análisis de la estructura y heterogeneidad espacial de las fronteras con mayor profundidad, lo cual se desarrolla posteriormente (apartados V.4 y V.5).

Se plantea ahora analizar si los valores de diversidad de las 50 localidades responden a la segregación florística en dos sectores (monte y pastizal) o si por el contrario están condicionada por factores o fenómenos de organización a un nivel de detalle diferente.

La Fig. V-2 muestra los valores de correlación entre la riqueza (S) y amplitud de nicho (A) calculados para diferentes escalas espaciales del transecto que atraviesa la frontera. En el caso de las especies leñosas se obtienen correlaciones significativas a partir de divisiones del transecto en 3 sectores, mientras que en el caso de las herbáceas estas son significativas únicamente al dividir el transecto en 12 o 24 partes. En estos casos las correlaciones ($p < 0,05$) tienen siempre signo negativo. Es decir, la riqueza aumenta con el grado de especialización espacial del conjunto de las especies (disminución de A). Estos resultado confirma la "narrower niche hypothesis" a estas escalas, sobre todo en la comunidad de plantas leñosas, donde los valores de correlación son mayores que en las herbáceas, a todas las escalas analizadas.

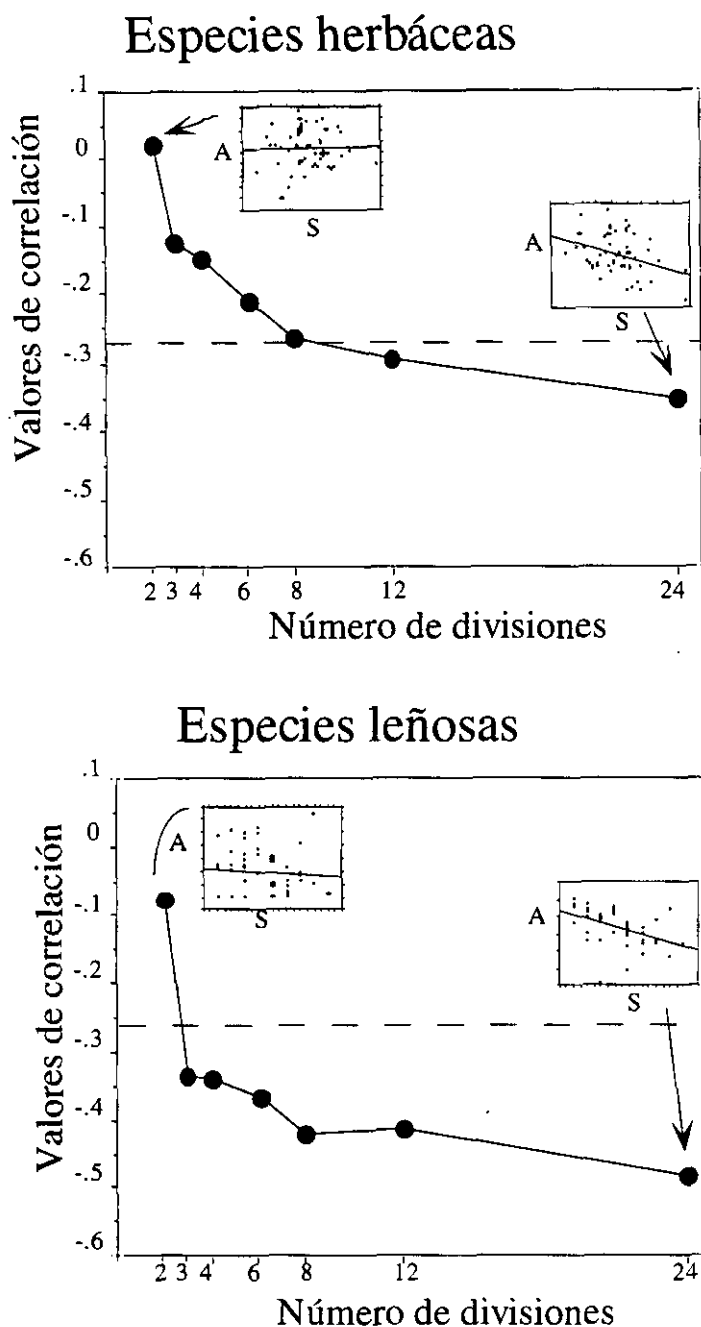


Fig. V-2. Valores de correlación entre la amplitud de nicho promedio de las especies en cada localidad y la riqueza de estas al considerar diferentes divisiones del transecto. Se indican por separado los resultados obtenidos con plantas herbáceas y leñosas. Las gráficas incluidas en el interior de la figura muestran algunos ejemplos de la correlación existente entre A y S.

Aunque como se ha visto anteriormente, la mayor parte de las localidades mantienen una segregación clara en dos sectores (monte y pastizal), los valores de A medidos en las 50 localidades a esa escala (tabla V-1), no guardan relación con la riqueza ni en el caso de las leñosas ni en el de las herbáceas (Fig. V-2). Es decir, a esta

escala fisionómica que divide la frontera en dos grandes manchas no se cumple la hipótesis del estrechamiento del nicho; no hay relación entre la segregación espacial de las especies y la diversidad. Los procesos que determinan la segregación de las especies (leñosas y herbáceas) en dos sectores, no parecen ser, según estos resultados, los mismos que regulan la riqueza que en ellos se alcanza.

Por otro lado, en los casos en los que la hipótesis sí se confirma, es decir, a escalas de 12 y 24 divisiones en las herbáceas y de 3, 4, 6, 8, 12 y 24 en las leñosas, se observa que los valores de correlación van aumentando (en valor absoluto) o, dicho de otra manera, las correlaciones son más significativas, cuanto más detallada es la escala de análisis.

En definitiva, puede deducirse que los cambios de riqueza responden con preferencia a factores que actúan a escalas espaciales de mucho detalle y no tanto a la escala fisionómica que divide la frontera en dos grandes manchas.

El hecho de que en los lugares de mayor riqueza aparezcan especies concentradas en un menor número de bandas -comunidades con nicho promedio más restringido- puede deberse a dos causas: i) Exclusivamente al aumento de especies de nicho muy restringido (especialistas), que ocupan por tanto muy pocas bandas, ii) Al aumento de especies tanto especialistas como generalistas, pero proporcionalmente más de las primeras que de las segundas. En ambos casos el resultado sería una disminución del valor de A_i junto con un aumento de la riqueza. Para comprobar cual de las dos opciones planteadas es la que se produce en las zonas de estudio, se han dividido las especies en tres grupos según el valor de su amplitud individual de nicho, A_i , obtenido a la escala de máximo detalle espacial (24 subdivisiones del transecto). Se ha considerado esta escala por ser a la que mejor se expresa la relación entre la segregación espacial y la riqueza. Los tres grupos en los que se han dividido las especies se han denominado i) especialistas de localidad para $A_i < 0.30$, ii) intermedias de localidad para $0.30 \leq A_i \leq 0.70$ y iii) generalistas de localidad para $A_i > 0.70$. Las primeras se localizan preferentemente en una ($A_i = 0$) o muy pocas bandas, por lo general menos de cuatro. Las generalistas se distribuyen más ampliamente, como mínimo en 10 bandas. Las que aparecen entre 4 y 10 bandas se denominan intermedias.

La Fig. V-3 muestra los valores de correlación entre la riqueza de las 50 localidades y el número de especies pertenecientes a cada uno de los tres tipos descritos. Los análisis se han realizado tanto para las especies herbáceas como para las leñosas. La riqueza guarda una relación significativa ($p < 0,0001$) con el número de especialistas y de intermedias, pero no con el de generalistas ($p > 0,05$) tanto en el caso de las leñosas

como de las herbáceas. Estos resultados se acercan más a la primera de las causas apuntadas, la riqueza aumenta debido a las especies especialistas, pero no exclusivamente debido a ellas ya que las intermedias o menos especialistas también colaboran. Lo que está claro es que las generalistas nunca influyen en estos valores. Es decir, la riqueza elevada de algunas localidades se explica pues por el aumento de todas las especies, excepto de las consideradas como generalistas dentro de esa localidad.

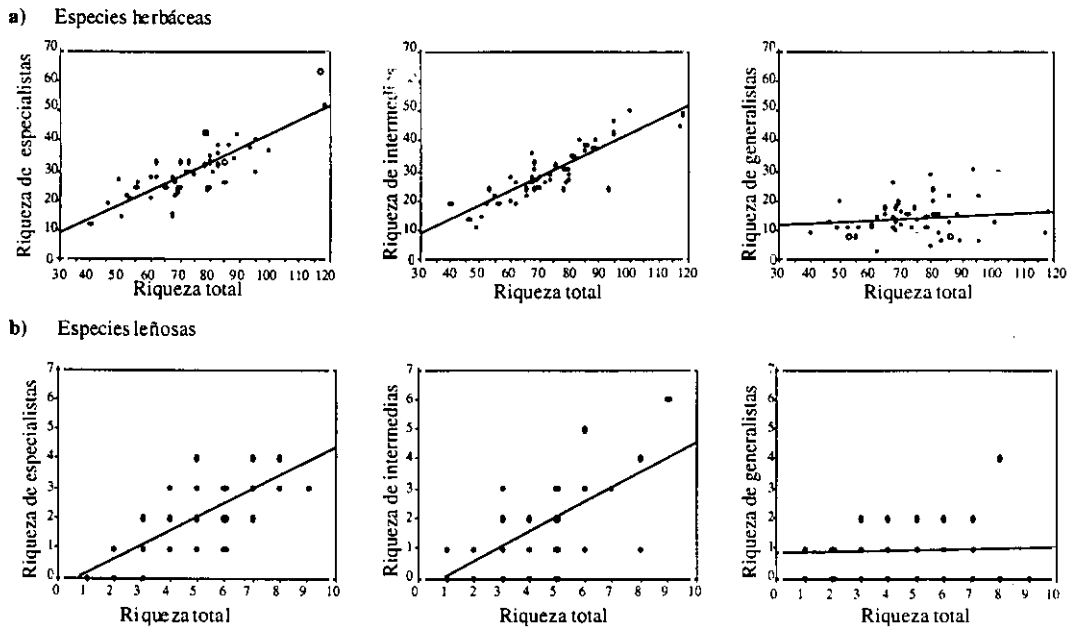


Fig. V-3. Correlación entre la riqueza de las localidades y el número de especies especialistas, intermedias o generalistas encontradas. Se analizan por separado las especies leñosas y las herbáceas.

El resultado ayuda a entender el tipo de procesos que puede afectar a la riqueza florística de estos ecosistemas: si bien estos procesos parecen actuar a escala de grano fino (Fig. V-2), pueden afectar a un número variable de bandas; el aumento de la riqueza no se debería sólo a la organización resultante de procesos espacialmente puntuales, sino también a otros con una proyección algo más amplia como, por ejemplo, la organización espacial de las comunidades resultante de un microrrelieve repetitivo.

3.2. Sectores de monte y pastizal

Se analiza a continuación el valor mínimo de A considerando separadamente los sectores de monte y pastizal. La tabla V-2 muestra el valor de A para las diferentes subdivisiones de la parte del transecto correspondiente al sector de monte y de pastizal en las 50 localidades. Se han calculado las respuestas de plantas herbáceas y leñosas por separado. Las últimas no se han considerado dentro del pastizal por su escasez y distribución muy dispersa. Al contrario de lo que ocurría al trabajar con toda la localidad (Tabla V-1), la máxima segregación espacial de las especies se obtiene en la mayoría de las localidades a escala de mucho detalle, es decir al dividir cada sector en 12 bandas (Fig. V-4). Dicho resultado se observa tanto en el monte como en el pastizal, y en el primero de los casos lo reflejan tanto las especies leñosas como las herbáceas. Al igual que ocurría al considerar todo el transecto conjuntamente, las diferencias entre el valor mínimo y el máximo obtenido en cada localidad son muy bajas. Es además importante resaltar que los valores de A al considerar la escala de máxima heterogeneidad (12 divisiones) son muy altos, especialmente en el caso de las especies leñosas (Fig. V-5) lo que indica que aunque la máxima heterogeneidad sea al dividir el sector en 12 partes, las diferencias florísticas o tensión entre ellas no son muy altas y que en general el sector puede considerarse bastante homogéneo florísticamente. En cuanto a las herbáceas del monte se observa una mayor variación en los valores de A, que además no alcanzan valores tan altos como en el caso de las leñosas. Es decir, las herbáceas en el monte son responsables de crear situaciones de mayor tensión. En los sectores de pastizal las situaciones son en general de gran homogeneidad florística; más del 50% de las localidades alcanzan valores de A entre 0,7 y 0,8.

Tabla V-2. Valores de A calculados para diferentes divisiones de los sectores. Estos valores se han calculado diferenciando especies leñosas y herbáceas en el monte. En el pastizal solo se consideran las herbáceas.

F	MONTE LEÑOSAS					MONTE HERBACEAS					PASTIZAL HERBACEAS				
	2	3	4	6	12	2	3	4	6	12	2	3	4	6	12
2	.89	.88	.88	.87	<u>.87</u>	.85	.84	.79	.79	<u>.73</u>	.79	.81	.79	.77	<u>.77</u>
3	.95	.84	<u>.83</u>	.85	.85	.66	.59	.63	.59	<u>.53</u>	<u>.68</u>	.71	.71	.74	.73
4	.93	.86	.89	.87	<u>.83</u>	.66	.72	.71	.69	<u>.66</u>	.85	.86	.78	.80	<u>.75</u>
5	<u>.57</u>	.61	.62	.65	.61	<u>.38</u>	.43	.43	.49	.49	.81	.84	.82	.80	<u>.77</u>
6	.94	.87	.85	.84	<u>.75</u>	.55	.51	<u>.49</u>	.53	.53	.89	.89	.85	.85	<u>.81</u>
7	.73	.76	.70	.68	<u>.58</u>	<u>.69</u>	.73	.71	.73	.70	.71	.71	.69	.69	<u>.68</u>
8	<u>.59</u>	.63	.67	.70	.70	<u>.38</u>	.49	.42	.45	.46	.63	.68	<u>.65</u>	.68	.69
9	.95	.96	.94	.93	<u>.89</u>	.75	.69	.64	.66	<u>.59</u>	.57	<u>.53</u>	.59	.60	.61
11	<u>.33</u>	.57	.46	.50	.51	.60	.50	<u>.42</u>	.50	.44	.67	.68	.58	.64	<u>.63</u>
12	.79	<u>.73</u>	.79	.74	.75	.72	.73	.70	.70	<u>.65</u>	.57	.63	<u>.62</u>	.63	.63
13	<u>.69</u>	.78	.75	.76	.75	.68	<u>.65</u>	.65	.68	.70	.76	.76	.76	.73	<u>.71</u>
14	.92	.90	<u>.90</u>	.91	.91	.75	.73	.66	.67	<u>.65</u>	.75	.77	.71	.71	<u>.67</u>
15	.87	<u>.87</u>	.92	.91	.92	.69	.72	.68	.66	<u>.63</u>	.81	.75	.72	.73	<u>.72</u>
16	.84	.77	.77	.78	<u>.70</u>	.70	.58	.64	.64	<u>.57</u>	.76	.77	.78	.78	<u>.72</u>
17	.99	.97	.99	.97	<u>.97</u>	.64	.66	.62	.60	<u>.56</u>	.85	.83	.80	.79	<u>.75</u>
18	.95	.89	<u>.83</u>	.84	.77	.77	.73	.70	.69	<u>.66</u>	.75	.71	.70	.73	<u>.71</u>
19	.86	.90	.92	.85	<u>.79</u>	.25	.58	.13	.16	<u>.12</u>	.80	.81	.82	.81	<u>.79</u>
20	.94	.93	.89	.87	<u>.85</u>	.82	.82	.77	.76	<u>.74</u>	.76	.79	.76	.77	<u>.74</u>
21	.94	.94	.92	.94	<u>.92</u>	.64	.64	.60	.61	<u>.56</u>	.83	.85	.83	.83	<u>.80</u>
22	.90	.89	.87	.87	<u>.84</u>	<u>.53</u>	.59	.88	.59	.61	.72	.74	<u>.72</u>	.72	.73
23	.67	<u>.65</u>	.73	.70	.71	.61	.56	<u>.54</u>	.59	.59	.86	.83	.78	.78	<u>.77</u>
24	.74	.54	.57	.44	<u>.39</u>	.86	.82	.81	.80	<u>.79</u>	.59	.60	<u>.58</u>	.60	.60
25	.95	.90	.84	.87	<u>.81</u>	.66	.60	<u>.52</u>	.58	.55	<u>.72</u>	.77	.73	.76	.75
26	<u>.68</u>	.74	.74	.75	.74	.58	.58	.58	.58	<u>.54</u>	.72	.71	<u>.63</u>	.64	.64
27	<u>.62</u>	.70	.74	.74	.74	.70	<u>.68</u>	.70	.69	.67	.82	.83	.80	.81	<u>.79</u>
28	.94	.94	.89	.91	<u>.85</u>	<u>.43</u>	.52	.48	.53	.50	<u>.73</u>	.77	.75	.78	.77
29	.90	.88	.89	<u>.88</u>	.90	.77	.80	.80	.76	<u>.74</u>	.84	.84	.80	.82	<u>.80</u>
30	.95	.88	.93	.91	<u>.86</u>	.69	.83	.58	.56	<u>.50</u>	.85	.86	.82	.83	<u>.81</u>
31	.84	.89	.88	.88	<u>.84</u>	.86	.84	.83	.82	<u>.79</u>	.87	.86	.87	.86	<u>.83</u>
32	.91	.91	.92	.92	<u>.89</u>	.56	.61	.59	.56	<u>.55</u>	.74	.75	.73	.70	<u>.70</u>
33	.97	.97	.97	.97	<u>.95</u>	.79	.78	.77	.76	<u>.73</u>	.69	.67	<u>.66</u>	.68	.68
34	1	.99	.98	.97	<u>.94</u>	.82	.79	.75	.76	<u>.72</u>	<u>.79</u>	.82	.82	.82	.83
35	.97	.90	.89	.89	<u>.86</u>	.89	.87	.86	.85	<u>.83</u>	.86	.88	.86	.86	<u>.83</u>
36	.79	<u>.69</u>	.74	.70	.70	<u>.38</u>	.41	.41	.47	.44	.71	.72	.74	.73	<u>.71</u>
37	.94	.95	.93	.91	<u>.89</u>	.75	.77	.78	.78	<u>.75</u>	.92	.93	.88	.90	<u>.87</u>
38	.73	.75	.73	.72	<u>.70</u>	<u>.56</u>	.63	.60	.60	.57	.72	.75	.76	.75	<u>.75</u>
39	.69	.80	<u>.62</u>	.71	.62	.51	.58	.53	.52	<u>.49</u>	.64	.62	.66	.66	<u>.61</u>
41	<u>.65</u>	.65	.71	.72	.74	.45	.45	<u>.45</u>	.49	.48	.83	.86	.83	.83	<u>.81</u>
42	<u>.86</u>	.92	.91	.90	.89	.68	.62	.63	.60	<u>.59</u>	.78	.81	.80	.79	<u>.76</u>
43	.92	.94	.95	.94	<u>.91</u>	.76	.77	.77	.76	<u>.74</u>	.80	.85	.77	.79	<u>.76</u>
44	.83	.85	.85	.84	<u>.82</u>	.80	.81	.77	.79	<u>.77</u>	.77	.80	.77	.77	<u>.76</u>
45	<u>.84</u>	.85	.85	.90	.89	.38	<u>.36</u>	.44	.50	.53	.79	.74	.73	.75	<u>.71</u>
46	.95	.94	.96	<u>.92</u>	.93	.88	.77	.77	.77	<u>.74</u>	.87	.83	.83	.84	<u>.80</u>
47	.99	<u>.94</u>	.96	.96	.96	.83	.81	.81	.80	<u>.78</u>	.72	.74	.74	.76	<u>.76</u>
48	.99	.98	.89	.91	<u>.85</u>	.84	.84	.77	.77	<u>.73</u>	.87	.86	.85	.85	<u>.83</u>
49	.74	.80	.74	.79	<u>.74</u>	.71	.74	.70	.72	<u>.69</u>	.84	.84	.83	.83	<u>.79</u>
50	.94	.93	.86	.87	<u>.84</u>	.70	.70	.69	.69	<u>.65</u>	<u>.80</u>	.84	.81	.82	.81
51	.99	.98	.98	.98	<u>.97</u>	.76	.77	.74	.73	<u>.70</u>	.83	.83	.81	.80	<u>.79</u>
52	.83	.84	.82	.79	<u>.77</u>	.85	.84	.83	.81	<u>.78</u>	.64	.61	<u>.60</u>	.64	.64
53	.68	.89	<u>.56</u>	.71	<u>.67</u>	.82	.83	.82	.81	<u>.79</u>	.69	.70	<u>.67</u>	.70	.69

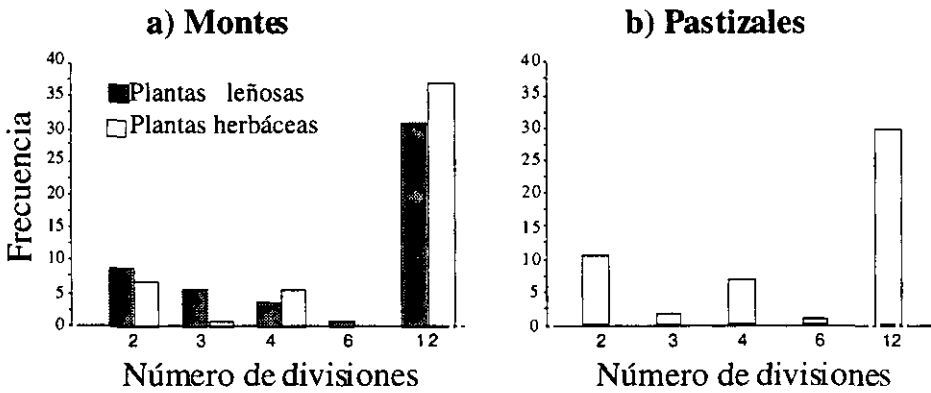


Fig. V-4. Número de localidades que alcanzan la máxima heterogeneidad espacial según el número de subdivisiones del transecto. En el caso del monte se diferencian las especies leñosas de las herbáceas. En el pastizal se consideran únicamente las segundas.

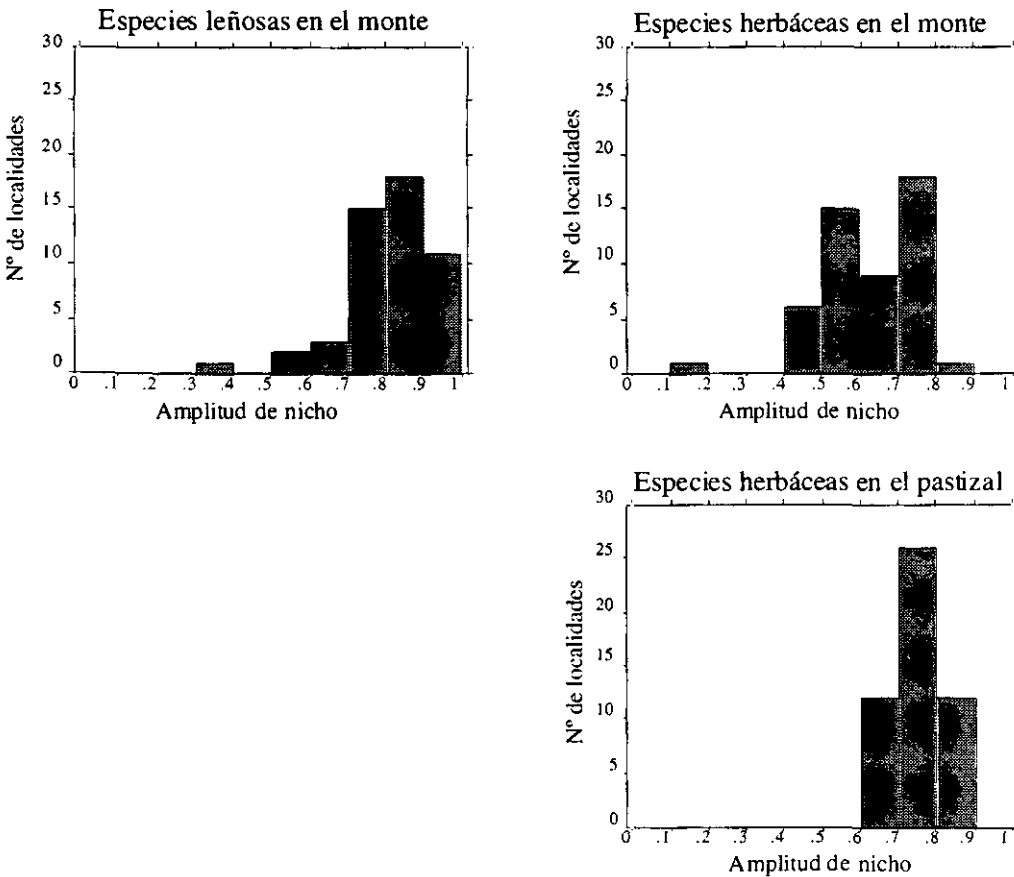


Fig. V-5. Histogramas que indican la frecuencia de localidades con un determinado valor de A, al considerar los transectos divididos en 12 unidades.

Comparando los resultados obtenidos con toda la localidad o dividiendo esta en monte y pastizal, se observa que la segregación de las especies responde a procesos que actúan a escalas de detalle espacial muy diferentes. Por un lado, procesos derivados probablemente de la gestión ganadera, dan lugar a fronteras en las que se reconocen fisionómicamente dos sectores. Sin embargo deben existir otros factores que actúan a escalas de mayor detalle dentro del monte y el pastizal y muestran una organización interna de las especies de grano fino.

La Fig. V-6 muestra la correlación entre la riqueza y los valores de A para diferentes niveles de detalle espacial en cada sector. En el caso del pastizal las correlaciones son siempre significativas y negativas confirmando la hipótesis del estrechamiento de nicho también dentro de las zonas de pastizal. En el sector de monte la riqueza de herbáceas no está correlacionada con la heterogeneidad espacial de estas. Las leñosas sin embargo sí muestran correlación entre riqueza y heterogeneidad espacial. En estos casos además la correlación se hace mayor a medida que el grano es más fino. Por otro lado, las correlaciones obtenidas en el monte con plantas leñosas son mayores que las del pastizal con herbáceas. El resultado es similar al obtenido al considerar los sectores de monte y pastizal juntos. Sin embargo, en este caso se amortiguan las diferencias entre los diferentes niveles de detalle.

Como se ha visto, en general no hay correlación entre la riqueza de plantas herbáceas del monte y su heterogeneidad espacial (A). Sin embargo sí existe correlaciones significativas entre la riqueza de herbáceas en el monte y la heterogeneidad espacial que muestran las leñosas (Fig. V-6 b). Estos resultados indican que la riqueza de especies herbáceas está asociada en las zonas de monte con la organización espacial de las leñosas. Estas se presentan como las responsables de crear unas condiciones microclimáticas determinadas que podrían regular los valores de riqueza de herbáceas en mayor medida que otros factores que actúen a escalas de mayor detalle como la climatología general de la zona, las características edáficas, las acciones de explotación humana etc. La sombra que proporcionan las leñosas, con la consiguiente modificación de las condiciones de temperatura y evapotranspiración pueden favorecer el desarrollo de unas especies e impedir el de otras, condicionando de esta manera los valores de diversidad.

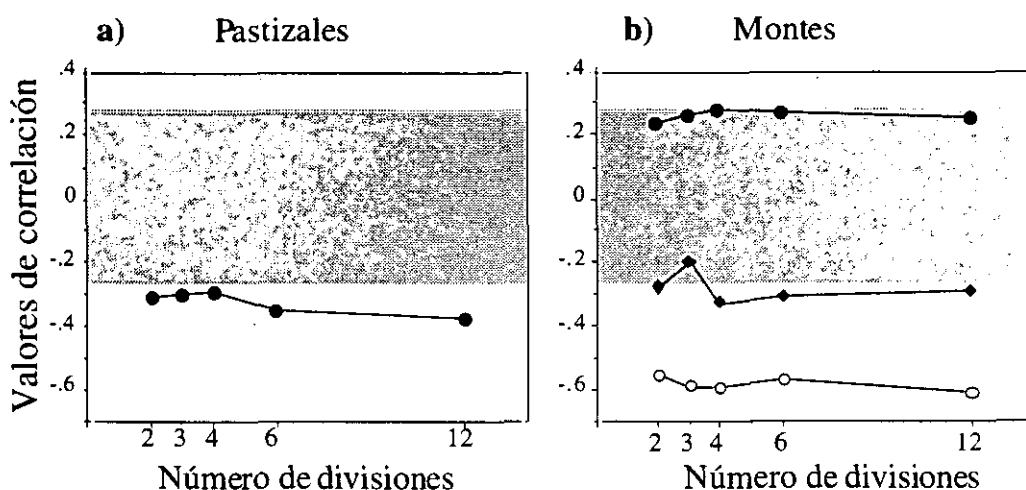


Fig. V-6. Valores de correlación entre A y S para distintas subdivisiones de los sectores de monte y pastizal. Se consideran los valores de correlación entre A y S de plantas leñosas (puntos negros) o herbáceas (puntos blancos). Los rombos negros indican los valores de correlación entre la amplitud de nicho de las leñosas y la riqueza de las herbáceas.

En resumen, los análisis anteriores indican como la riqueza vegetal del ecosistema estudiado muestra una relación positiva y significativa con la disminución del nicho espacial de la vegetación. Esto es cierto tanto para la riqueza de plantas herbáceas como para leñosas aunque la relación es siempre mayor en las segundas. La intensidad de la relación anterior depende de la escala de detalle espacial considerada. La relación no muestra su máxima intensidad al considerar la heterogeneidad generada por los grandes sectores de monte y pastizal de que consta el paisaje -escala fisionómica- sino a una escala espacial de mayor detalle.

La gestión del territorio estudiado se realiza principalmente a una escala fisionómica de poco detalle espacial originando un paisaje heterogéneo con grandes unidades o manchas de vegetación. Sin embargo, los procesos asociados a esta escala de gestión no explican convincentemente los cambios observados en los valores de riqueza de la vegetación. La riqueza de herbáceas en el monte se relaciona en mayor medida con la peculiar organización espacial de la vegetación leñosa de cada frontera que con otros factores ambientales.

4. Caracterización de los sectores de monte y pastizal.

Los resultados del apartado anterior muestran que las fronteras se estructuran a una escala de poco detalle, en dos sectores; monte y pastizal. Aunque como se ha visto, pueden encontrarse algunas matizaciones a esta división, lo cierto es que al menos desde el punto de vista fisionómico, es evidente. Además esta división fisionómica, coincida o no con la florística resulta de interés ya que es la responsable de crear unidades en el paisaje. Por ello, se ha considerado necesario realizar una descripción de las comunidades de monte y pastizal que dan lugar a la formación de fronteras en el área de estudio. Conocer sus características, y su relación con otros aspectos como los climáticos, edáficos, intensidad de uso, biomasa de leñosas, cobertura herbácea, y fundamentalmente los valores de diversidad se plantea como el objetivo principal de este apartado.

En segundo lugar se presenta un análisis sobre la asociación espacial entre las comunidades de monte y pastizal descritas. Las propiedades de los dos subsistemas que contactan en una zona de frontera dependen tanto de sus características intrínsecas como de las interacciones que mantengan entre ellos (Wiens *et al.* 1985). Algunos trabajos proponen que el resultado de estas interacciones puede manifestarse en una distribución diferencial de la vegetación (Tilman 1982) y la consiguiente heterogeneidad espacial. Si estas afirmaciones son ciertas puede pensarse que el "control" que supone esta interacción podría dar lugar a una cierta asociación en las estructuras, como por ejemplo, en la composición biocenótica de los dos subsistemas vecinos. Es decir, en base a estas interacciones, los contactos entre distintos tipos de montes y pastizales podrían presentar una cierta regularidad. En la segunda parte de este apartado se analiza, mediante la técnica de simulación de Monte Carlo (ver apartado II.4) si los contactos observados entre distintas comunidades de monte y pastizal responden a un proceso aleatorio o si por el contrario existe la regularidad propuesta.

4.1. Tipificación de comunidades

Con objeto de describir las principales comunidades de monte y pastizal del área de estudio, se ha realizado un análisis de clasificación en el que se han incluido el total de sectores (50 de monte y 50 de pastizal). El análisis del nivel de corte en el dendrograma (Fig. V-7), indica que la mayor segregación de especies en sectores se obtiene al considerar 16 grupos. Dos de ellos (A y B) están formados por comunidades

que aparecen únicamente en zonas de pastizal, 8 corresponden a comunidades de monte (grupos I a P) y los 6 restantes son grupos mixtos, es decir, están formados tanto por sectores de monte como de pastizal (grupos C a H). De los dos grupos de pastizal, el B está mucho más representado en la banda territorial estudiada que el A (12 y 5 sectores respectivamente). En el monte existe un reparto más equitativo: con la excepción de la comunidad I, que se repite mucho en el territorio, los 7 tipos restantes de montes tienen una frecuencia baja y muy similar entre si.

Como se indicó anteriormente nivel de corte más adecuado en el dendrograma se obtiene al considerar 16 grupos (disimilitud de 0,743) aunque a partir del espectro de variación de la Fig. V-7, es interesante tener en cuenta también el nivel de 4 grupos (disimilitud de 0,907).

A continuación se describen las principales características de los grupos obtenidos considerando estos dos niveles de corte. El primero de ellos (4 grupos) aparece indicado con números y el segundo (16 grupos) con letras (Fig. V-7). La tabla V-3 indica las especies características de cada una de las 16 comunidades.

Grupo 1. Está representado por el 19% de las observaciones e incluye mayoritariamente comunidades de pastizal de ambiente húmedo. Se subdivide en tres grupos; el C está constituido únicamente por dos sectores, uno de monte y otro de pastizal. En ambos casos se trata de comunidades subnitrófilas muy pobres en especies. Los otros dos grupos, (A y B) están formados exclusivamente por pastizales de vivaces en zonas húmedas con un cierto grado de nitrofilia, si bien uno de ellos (A) incluye comunidades con un mayor grado de madurez en las que resultan frecuentes especies como *Agrostis castellana*, *Festuca ampla*, *Hieracium pilosella*, *Hypochoeris radicata* y *Juncus squarrosus*. Esta comunidad tiene una localización restringida al sector Guadarrámico dentro del área de estudio

Grupo 2. Comprende el 51% del total de las observaciones. Se trata de un grupo mixto compuesto tanto por sectores de monte como de pastizal. En general engloba matorrales mixtos poco densos (cantuesares y tomillares) y pastizales de ambiente seco caracterizados por una alta frecuencia de *Hypochoeris glabra*, *Vulpia ciliata* y *Vulpia muralis* principalmente. Son comunidades sobre suelos pobres, con distinto grado de nitrofilia.

Dentro de este gran grupo es posible distinguir 4 subgrupos (D, E, F y G) (Ver Fig. V-7). De ellos, el E está formado únicamente por dos observaciones pertenecientes a una misma localidad (sector de monte y sector de pastizal). Se trata de un retamar

denso de *Cytisus multiflorus*, con claros en los que se instala *Vulpia ciliata* y especies pioneras, como *Tolpis barbata*. La zona de pastizal, de carácter claramente semiárido está dominada por terófitos, si bien en la parte baja de la ladera, con una mayor humedad edáfica, aparecen especies hemicriptófitas.

Los tres grupos restantes están igualmente formados tanto por sectores de monte como de pastizal. Presentan una clara segregación espacial distinguiéndose una comunidad propia de la parte oriental del territorio (Grupo F) perteneciente al dominio de la Sierra de Guadarrama, una comunidad intermedia o de tránsito entre Guadarrama y Gredos (grupo G) y una tercera comunidad occidental típicamente Gredense (grupo D). Representan un claro gradiente de termicidad, con una sustitución paulatina de *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata* por *Lavandula stoechas* subsp. *sampaiana* a medida que se avanza hacia el extremo suroccidental del área de estudio (ver Tabla V-3).

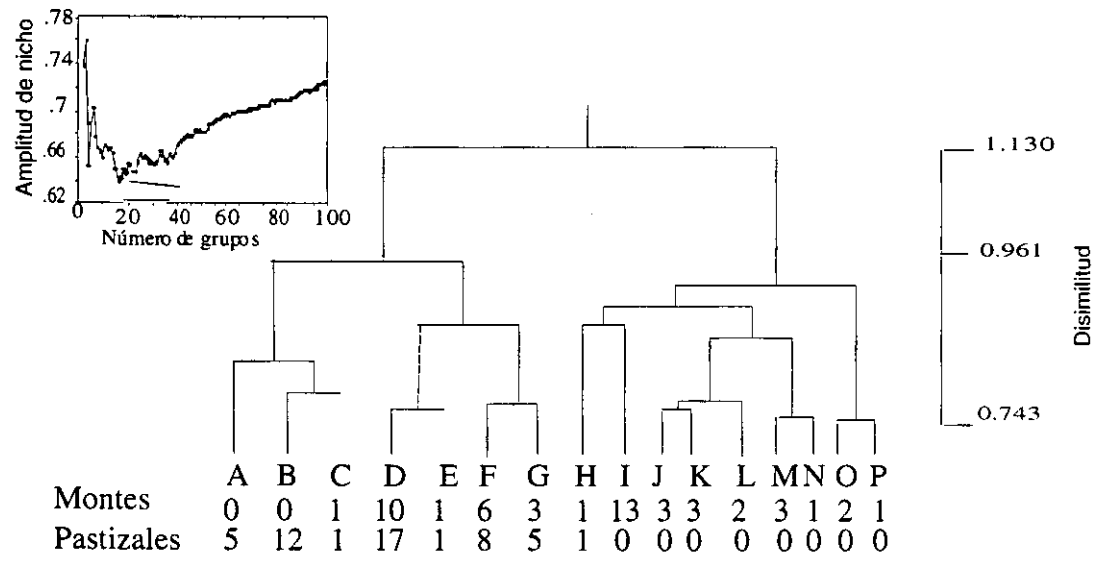


Fig. V-7. Análisis de clasificación (UPGMA) realizado con datos de frecuencia de 265 especies. para un total de 100 observaciones (50 sectores de monte y 50 de pastizal). Se consideran dos niveles de corte en el fenograma. El primero se indica con letras y el segundo con números según el análisis de amplitud de nicho promedio (Figura superior izquierda). Se indica el número de sectores de monte o pastizal que incluye cada grupo.

Grupo 3. Constituye el 27% de las observaciones consideradas. Incluye la mayoría de los jarales del área, dando lugar a una gran heterogeneidad de situaciones como demuestra la existencia de 7 subgrupos bien diferenciados. Así pueden

distinguirse jarales densos de ambiente térmico acompañados de *Lavandula stoechas* subsp. *sampaiana* y especies herbáceas de amplio espectro (I, L); jarales con baja densidad de jara mezclados con matorral de encina (J); jarales con *Cistus albidus* que permiten en algunos casos la presencia de numerosas especies herbáceas pioneras como *Dactylis glomerata*, *Cynosurus echinatus* o *Bupleurum gerardi* (M); y jarales poco densos con *Cistus salvifolius* y *Genista hirsuta* que presentan un estrato herbáceo de tipo majadal, muy bien desarrollado (H). Por otra parte se diferencian comunidades mixtas ricas en leñosas (*Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, *Thymus mastichina*, *Quercus ilex* subsp. *ballota*, etc) con un estrato herbáceo muy pobre en el que únicamente se instalan especies muy comunes como *Logfia minima*, *Vulpia ciliata*, *Hypochoeris glabra*, etc.(K). Finalmente aparece un subgrupo formado por una única observación (N). Se trata de un jaral de *Cistus laurifolius* con una presencia importante de encinas arbóreas en cuya sombra se instalan especies escionitrófilas (*Antriscus caucalis*, *Myosotis* spp., *Cardamine hirsuta*, *Stellaria media*) (Tabla V-3).

Grupo 4. Está formado por un número muy reducido de observaciones, si bien todas ellas tienen en común la pobreza en especies herbáceas. El subgrupo P, formado por una única observación, es un jaral denso con encinas y *Genista hirsuta* sobre un sustrato seco y pedregoso en el que se instalan con dificultad las especies herbáceas, salvo aquellas especialmente adaptadas a estas condiciones, como *Trifolium stellatum*. El grupo O está formado por comunidades de jaral-brezal muy pobre, de ambientes térmicos y húmedos, en el que con *Erica umbellata*, *E. australis* y *Chamaespartum tridentatum* sólo aparecen especies como *Pterocephalus diandrus*, *Vulpia muralis* o *Tolpis barbata*.. (Tabla V-3)

Tabla V-3. Test de comparación múltiple de medias (LSD) para $p \leq 0.0001$. En la tabla se muestran los valores medios de frecuencia (sobre 36) obtenidos para cada uno de los grupos del análisis de clasificación (UPGMA). Aparecen marcados en negrita los valores medios de cada especie que muestran diferencias significativas con el resto de los grupos. En el caso de la encina se diferencia la forma arbustiva (m) de la arbórea (a). Las comunidades se han ordenado intentando que aparezcan juntas aquellas con especies características comunes.

	F	G	D	E	C	B	A	M	N	J	K	L	I	H	P	O
<i>Logphia minima</i>	13,3	17,0	5,6	0,0	10,0	0,2	1,2	10,7	0,0	2,3	4,3	1,0	1,6	1,0	1,0	1,0
<i>Vulpia ciliata</i>	12,8	15,4	15,1	3,5	12,5	5,1	1,0	1,0	0,0	1,0	1,6	0,5	4,9	2,0	1,0	0,5
<i>Hypochoeris glabra</i>	18,8	16,1	18,7	2,5	9,5	11,7	3,6	3,3	1,0	2,0	4,6	1,5	7,9	1,5	0,0	2,5
<i>Vulpia muralis</i>	22,5	19,0	26,9	16,0	8,0	23,3	7,8	10,3	6,0	4,3	8,0	1,5	19,0	12,5	0,0	5,0
<i>Corinephorus fasciculatu.</i>	1,2	4,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Psilurus incurvus</i>	1,85	16,2	3,07	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	1,0	0,6	0,0	1,1	0,5	0,0	0,0
<i>Tolpis umbellata</i>	2,5	15,4	4,1	0,0	0,5	0,8	1,2	0,6	0,0	0,0	0,0	0,5	0,1	0,0	0,0	0,0
<i>Logphia gallica</i>	2,9	7,5	17,9	16,5	1,5	3,5	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	3,0	1,0	1,0	0,0
<i>Teesdalia coronopifolia</i>	6,8	4,8	13,4	1,5	1,5	1,0	0,4	1,0	0,0	0,0	6,3	0,0	2,0	1,0	0,0	0,0
<i>Tolpis barbata</i>	0,9	1,1	21,8	17,0	3,5	7,7	3,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,5	3,0	3,5	0,0	2,0
<i>Galium parisiense</i>	4,3	0,6	2,5	19,0	0,0	2,4	0,2	1,6	3,0	0,0	3,6	0,0	0,6	1,5	1,0	1,5
<i>Euphorbia exigua</i>	0,0	0,3	4,7	27,0	0,0	1,2	2,2	0,0	0,0	0,3	1,0	0,0	0,9	4,0	0,0	0,0
<i>Linnum bienne</i>	0,0	0,0	0,0	14,0	0,0	0,5	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Stachis arvensis</i>	0,0	0,1	1,2	6,0	0,0	0,5	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,3	1,5	0,0	0,0
<i>Ranunculus paludosus</i>	0,07	0,0	1,0	17,0	0,0	0,8	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,5
<i>Sedum arenarium</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	11,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0
<i>Asphodelus aestivus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Trifolium cernuum</i>	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	4,6	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Plantago lanceolata</i>	1,0	0,0	0,1	0,0	3,0	12,4	7,4	0,0	1,0	2,0	0,0	1,5	0,0	4,5	0,0	0,0
<i>Agrostis castellana</i>	7,0	0,1	8,5	12,0	8,0	16,2	30,6	1,0	11,0	6,3	4,6	13,5	1,1	0,0	0,0	1,0
<i>Festuca ampla</i>	0,2	0,0	0,1	0,0	0,5	3,9	16,0	0,0	0,0	0,3	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Hieracium pilosella</i>	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	7,4	0,0	1,0	0,0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Hypochoeris radicata</i>	0,0	0,1	0,5	0,0	0,0	4,0	11,0	0,0	0,0	0,3	1,6	1,5	0,2	0,0	0,0	0,0
<i>Juncus squarrosus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,8	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Anchusa undulata</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Centrantus calcitrapa</i>	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pteridium diandrus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0
<i>Quercus rotundifolia (m)</i>	0,0	0,1	0,1	0,0	0,5	0,0	0,0	3,3	3,0	3,0	3,3	0,0	0,7	0,0	2,0	0,0
<i>Antriscus caucalis</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	4,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Myosotis spp</i>	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	2,0	12,0	0,0	3,0	0,0	0,3	0,5	0,0	0,0
<i>Cardamine hirsuta</i>	1,4	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,3	14,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Carex divulsa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	4,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Quercus rotundifolia (a)</i>	0,3	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	10,0	2,6	2,6	3,5	1,4	0,0	7,0	0,0
<i>Stellaria media</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Bupleurum gerardi</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cynosurus echinatus</i>	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	4,6	0,0	0,5	0,6	0,0	0,0	0,0
<i>Dactylis glomerata</i>	1,5	2,6	0,0	0,0	0,5	0,0	1,2	0,6	0,0	19,0	5,6	1,5	1,07	0,0	0,0	0,0
<i>Thymus mastichina</i>	1,8	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cistus ladanifer</i>	0,5	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,2	12	2,0	12,6	9,3	25,0	20,0	6,5	17,0	17,5
<i>Daphne gnidium</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,07	0,0	0,0	0,0
<i>Cistus salvifolius</i>	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,15	6,5	3,0	0,0

Las características que más contribuyen a diferenciar los grupos tanto en monte como en pastizal son las relacionadas con la posición geográfica de las distintas localidades y la variación altitudinal asociada (Tabla V-4). De esta manera, el área de distribución de cada uno de estos grupos (Fig. V-8 a y b) define dos grandes zonas: una oriental (Sierra de Guadarrama) y otra occidental (Sierra de Gredos-Estrela). En la Fig. V-8 se ha dibujado una línea de separación entre ambas zonas por el punto medio de la transición gradual existente entre comunidades orientales y occidentales.

Tabla V-4 .Valor medio de las comunidades de monte y pastizal, definidas mediante análisis de clasificación, para un conjunto de variables referentes a la posición geográfica y el clima local. Los valores de temperatura media y pluviosidad corresponden a los de las estaciones meteorológicas del Instituto Nacional de Meteorología más próximas a cada localidad. Se han considerado únicamente aquellos grupos formados por al menos dos observaciones. Los asteriscos en diferentes columnas indican las diferencias significativas entre los grupos ($p \leq 0.05$).

Grupos de Monte			
Grupo	Altitud	Latitud	Longitud
J	910 a	40.70 ab	3.62 e
K	856 a	40.74 a	3.78 e
F	844 a	40.51 abc	4.12 de
M	746 ab	40.41 bcd	4.24 de
G	558 bc	40.14 de	4.48 cde
L	495 bcd	40.11 de	5.13 abc
O	432 cd	39.99 e	5.76 ab
I	420 d	40.07 de	5.64 ab
D	342 d	39.94 e	5.96 a
Grupos de Pastizal			
A	946 a	40.59 a	4.13 a
F	716 bc	40.45 ab	4.09 a
G	615 c	40.21 bc	4.35 ab
B	527 c	40.24 b	5.12 b
D	365 d	39.94 c	5.97 c

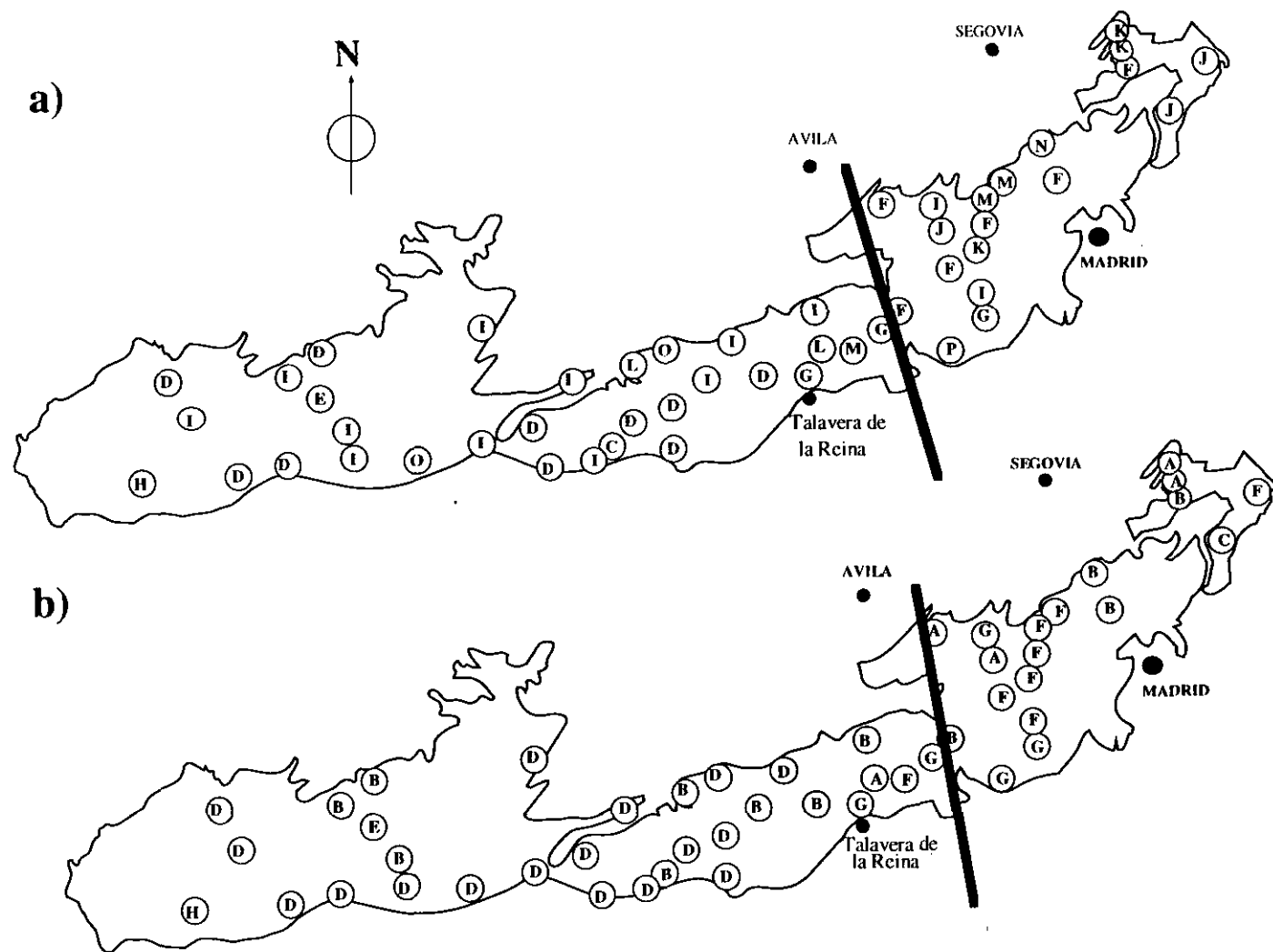


Fig. V-8. Distribución de las comunidades de monte (a) y pastizal (b) obtenidas en el análisis de clasificación.

En el caso de las comunidades de monte la separación geográfica permite distinguir los cantuesares de *Lavandula stoechas* subs. *pedunculata* propios de la mitad oriental (Grupo F) de aquellos dominados por *Lavandula stoechas* subs. *sampaiana* (Grupo D) típicamente Gredense. Puede observarse una comunidad intermedia (Grupo G) de transición entre las dos zonas en la que se mezclan las dos subespecies. Esta separación es también aplicable a los jarales. Así se diferencian los jarales más térmicos en ocasiones mezclados con *L. sampaiana* (Grupos I, L), con especies de *Cistus* o *Genistas* (Grupo H) o con brezos en las situaciones algo más húmedas (Grupo O), de los jarales orientales con *Cistus albidus* (Grupo M) o *C. laurifolius* (Grupo N).

Con respecto a los pastizales se distinguen los de la mitad oriental (Grupos A, F, G) de los más térmicos de la zona de Gredos (Grupo D). Dentro de los orientales es posible diferenciar el tipo A formados por pastizales húmedos.

Las comunidades definidas muestran en algunos casos cierta asociación con los tipos climáticos identificados en el área de estudio (Tabla V-5). Las comunidades más orientales, principalmente centradas en la sierra de Guadarrama pertenecen en la mayoría de los casos al tipo climático 3 (Comunidades F, A, M, N) en donde se obtienen valores de precipitación superiores a las zonas más occidentales (área de Gredos) o de transición entre las dos sierras incluidas en el tipo climático 2 (comunidades D, G, H, I, L, O principalmente). Ninguna de las comunidades obtenidas parece estar asociada especialmente a la región de La Vera (tipo climático 4) caracterizada por ser la zona de mayor precipitación dentro del área de estudio.

Tabla V-5. Tabla de contingencia entre los 16 tipos florísticos de comunidades (filas) y los tipos climáticos (columnas) diferenciados en la zona de estudio (ver apartado IV-3). Estos pueden sintetizarse de la siguiente manera: 2= zonas de ladera con valores bajos de precipitación; 3= laderas serranas con precipitación superior; 4= región de La Vera en la que se obtienen los mayores valores de precipitación en todo el área de estudio. El tipo 1 no se considera representativo por estar formado por una sólo localidad. La tabla indica el número de sectores pertenecientes a cada tipo. Lógicamente los dos sectores de cada localidad pertenecen siempre al mismo tipo climático.

<i>Com.</i>	<i>Tipo climático 1</i>	<i>Tipo climático 2</i>	<i>Tipo climático 3</i>	<i>Tipo climático 4</i>
<i>A</i>	0	1	4	0
<i>B</i>	0	7	3	2
<i>C</i>	1	1	0	0
<i>D</i>	0	23	1	3
<i>E</i>	0	2	0	0
<i>F</i>	0	4	10	0
<i>G</i>	0	7	1	0
<i>H</i>	0	2	0	0
<i>I</i>	0	8	2	3
<i>J</i>	1	0	2	0
<i>K</i>	0	1	2	0
<i>L</i>	0	1	0	1
<i>M</i>	0	1	2	0
<i>N</i>	0	0	1	0
<i>O</i>	0	1	0	1
<i>P</i>	0	1	0	0

Con respecto a la cantidad de biomasa de leñosas acumulada en el monte es posible establecer algunas diferencias (Fig. V-9). Así, los valores más altos son para los jarales densos (L) o comunidades en las que la jara y el brezo aparecen mezclados (O). Los valores más bajos se obtienen en las zonas de cantuesar de la zona de Guadarrama (F) o de la transición Guadarrama-Gredos (G). El resto de comunidades tienen valores intermedios. En el caso de los pastizales existe una cierta relación entre los grupos florísticos y la cobertura de herbáceas. Así, se observan diferencias entre los pastizales húmedos (grupos B y A), con una mayor cobertura herbácea y aquellos de zonas más áridas (Grupos D, F, G) con valores significativamente inferiores. Lógicamente la mayor disponibilidad hídrica permite el desarrollo de unos pastizales más densos. En este caso, esta división de los pastizales en dos grupos en función de la cobertura herbácea coincide con la separación florística de las localidades a una escala de menor detalle.

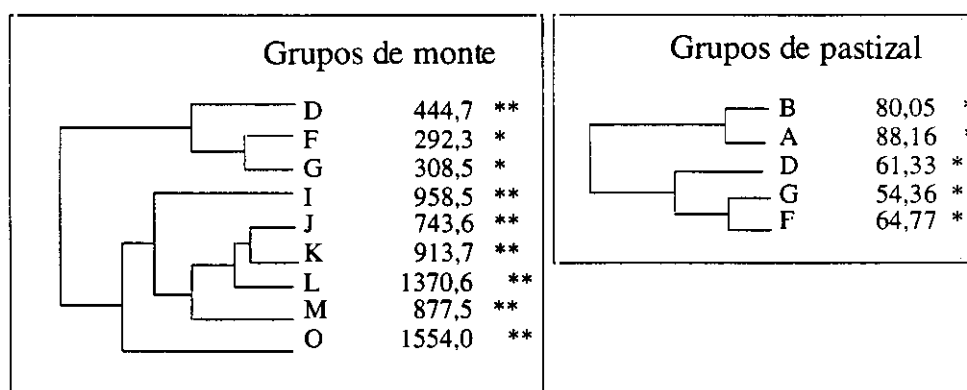


Fig. V-9. Diferencias entre las comunidades definidas en función de la biomasa de especies leñosas en el monte y la cobertura de herbáceas en el pastizal (Test LSD). Se han eliminado los grupos formados por una sola observación. Se indica la relación florística existente entre los grupos.

Las características edáficas permiten caracterizar algunas de las comunidades definidas aunque en general las diferencias florísticas que han determinado la existencia de estos grupos no están directamente asociadas a cambios en la composición del suelo. Además como se vio en apartados anteriores los suelos de todas las zonas de estudio son bastante homogéneos. Entre las comunidades con alguna peculiaridad edáfica que las diferencia del resto están los cantuesares. Los suelos de zonas de cantuesar (Grupos D, G y E, Tabla V-6) son en general ricos en manganeso, magnesio, zinc y cobre, observándose una gradación desde los cantuesares más occidentales (D) más ricos en estos elementos, a los orientales (E) más pobres, pasando por una situación intermedia (G). Los jarales poco densos (L) y aquellos mezclados con *L.sampaiana* (J) se caracterizan por un alto contenido de zinc. Los jarales de *C.laurifolius* presentan un suelo muy rico en sodio. Las características edáficas en general, y en concreto las variables relacionadas con el contenido hídrico del suelo (capacidad de campo, índice de marchitez) no permiten diferenciar a los pastizales florísticamente considerados como húmedos (A y B) de aquellos con especies más xerofíticas (D, F, G). Sin embargo los valores de cobertura herbácea si diferencian estos dos tipos de manera que esta es mayor en los pastizales considerados húmedos (A, B, Fig. V-9). La explicación puede encontrarse en que probablemente los análisis edáficos realizados no sean lo suficientemente finos como para detectar estas diferencias marcadas tanto por la composición florística como por la cobertura de herbáceas. Por otro lado la época en la que se recogieron las muestras de suelo (meses de junio y julio) probablemente no sea la más adecuada para detectar estas diferencias al ser meses en los que todas las localidades están sujetas a un importante periodo de déficit hídrico.

Tabla V-6. Valores medios de distintos parámetros físico-químicos para los grupos definidos. La existencia de diferencias significativas se marcan con distintas letras (test LSD). Se han eliminado los grupos formados por una sola observación.

	<i>Mg camb</i>	<i>Mn camb</i>	<i>Zn</i>	<i>Na</i>	<i>Cu</i>
A	0,6 b	60 b	2,1 ab	208 bcd	17 ab
B	0,3 b	39 b	2,8 ab	383 ab	12 ab
C	0,9 b	32 b	2,4 ab	231 bcd	9 b
D	1,3 ab	220 a	4,4 a	333 abc	33 a
E	0,5 b	33 b	3,1 ab	201 cd	0 b
F	0,7 b	31 b	3,0 ab	257 bcd	1 b
G	2,5 a	80 b	2,0 b	259 bcd	12 ab
H	0,5 b	43 b	3,0 ab	145 d	8 b
I	0,6 b	35 b	3,1 ab	166 cd	11 ab
J	0,5 b	57 b	3,6 a	209 bcd	3 b
K	1,1 b	22 b	2,5 ab	266 bcd	7 b
L	0,7 b	43 b	3,5 a	280 bc	15 ab
M	0,6 b	35 b	2,7 ab	208 bcd	0 b
N	0,4 b	205 a	2,8 ab	500 a	0 b
O	0,2 b	37 b	2,1 ab	333 abc	0 b
P	0,5 b	22 b	2,9 ab	375 ab	16 ab

Las variables edáficas que establecen diferencias entre algunas comunidades no son consideradas en general como buenas indicadoras. No se han encontrado referencias bibliográficas que indiquen diferencias en las concentraciones de estos elementos en función de la composición florística, para los rangos de valores medidos. Las diferencias encontradas están probablemente asociadas a otros procesos subyacentes o a una combinación posiblemente causal de varios. De hecho al comparar las 16 comunidades con la tipología de sectores obtenida en base a sus características edáficas (apartado IV-4) no se observa ninguna asociación entre ellos.

Con respecto a la relación entre el tipo de comunidad florística y la densidad de distintos tipos de herbívoros es posible observar algunas regularidades. Por ejemplo se comprueba como las comunidades A y B de zonas de pastizal, con una elevada cobertura herbácea, son las que presentan una mayor densidad de bovinos. Las comunidades de zonas de monte tienen en general poca densidad de vacas dominando los conejos en las localidades de jaral (grupos M, K, P, O), mientras que las situaciones más térmicas en las que la jara está mezclada con cantuesos (grupos L, I) son más abundantes las ovejas. Entre las comunidades mixtas, es decir formadas por sectores de monte y pastizal se encuentran la mayoría de las fronteras de cantuesar en las cuales el uso es, en su mayoría de conejos y ovejas. Por otro lado, las comunidades más orientales son principalmente consumidas por lagomorfos (grupos F y G), mientras que en aquellos más térmicas de la zona de Gredos hay más ovejas (D). Como ya se indicó en el apartado 3.6, en la zona de Gredos se realiza un tipo de gestión con más ovejas.

En estos casos el uso de los herbívoros está centrado en el pastizal aunque también se han encontrado excrementos en el monte (Tabla V-7).

Tabla V-7. Valores medios de densidad de excrementos de herbívoros para las comunidades florísticas mediante análisis de clasificación.

	<i>Lagomorfos</i>		<i>Ovinos</i>		<i>Bovinos</i>	
	Monte	Pastizal	Monte	Pastizal	Monte	Pastizal
<i>A</i>	-	0,13	-	0,76	-	28,43
<i>B</i>	-	0,12	-	-2,15	-	37,02
<i>C</i>	3,71	0,01	0	3,34	28,20	0,07
<i>D</i>	0,36	0,42	1,47	3,24	4,14	5,98
<i>E</i>	0,21	0,01	0,36	0	17,30	13,90
<i>F</i>	2,48	8,43	1,18	1,66	4,20	1,49
<i>G</i>	0,63	2,35	0,46	1,66	0,16	0,06
<i>H</i>	2,23	1,03	1,73	1,98	0,44	0
<i>I</i>	0,34	-	1,3	-	3,20	-
<i>J</i>	0	-	0,96	-	2,88	-
<i>K</i>	1,47	-	0,43	-	15,76	-
<i>L</i>	0,43	-	1,71	-	0	-
<i>M</i>	2,58	-	0	-	0,14	-
<i>N</i>	0,15	-	0	-	8,63	-
<i>O</i>	1,24	-	0,1	-	0,02	-
<i>P</i>	5,78	-	0	-	0	-

Comparando estas comunidades con la tipología de usos del apartado IV.5 son pocas las conclusiones que pueden extraerse a parte de las ya comentadas. La tabla V-8 muestra el uso predominante de ganado bovino en las comunidades de pastos húmedos (A y B) mientras que en otros tipos de pastizales o comunidades de monte no es posible identificar una clara asociación a un uso dominante.

Tabla V-8. Correspondencia entre el tipo de uso dominante en un sector (A= sin uso; B= lagomorfos; C= ovinos; D= bovinos, ver apartado....) y las comunidades florísticas definidas.

	MONTE				PASTIZAL			
	A	B	C	D	A	B	C	D
A					1	0	1	3
B					0	0	4	8
C					0	0	1	1
D	2	0	4	4	1	0	10	6
E	0	0	0	1	0	0	0	1
F	0	2	3	1	0	4	2	2
G	1	1	1	0	1	1	3	0
H	0	0	1	0	0	0	1	0
I	2	2	4	5				
J	1	0	1	1				
K	0	1	0	2				
L	0	1	1	0				
M	0	3	0	0				
N	0	0	0	1				
O	1	1	0	0				
P	0	1	0	0				

Los valores de diversidad calculados para las localidades pertenecientes a los distintos grupos florísticos permiten establecer algunas diferencias entre ellas (Tabla V-9) teniendo en cuenta la existencia de dos regiones en el área de estudio (Guadarrama y Gredos). En el caso de las comunidades de monte se observan diferencias de diversidad asociadas al desarrollo sucesional (Naveh y Whittaker 1979; Trabaud y Lepart 1980; Westman 1981; Pons 1990). En las dos grandes zonas en las que se puede subdividir el área de estudio, área de Guadarrama y área de Gredos (ver Fig. V-8), la diversidad disminuye de forma gradual a medida que el cantuesar va siendo sustituido, dependiendo de las características del ambiente, por jarales, retamares o brezales. Las comunidades sucesionalmente equivalentes en los dos sectores, con una fisionomía similar pero diferente composición florística, (cantuesares de *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata* del área de Guadarrama, grupo G, y de *Lavandula stoechas* subsp. *sampaiana* del área de Gredos, Grupo D) no presentan diferencias significativas en cuanto a la diversidad total. Algo similar ocurre con las comunidades más pobres representadas por los jarales densos. El hecho de que existan comunidades sucesionalmente equivalentes (mismo grado de organización) pero con una composición florística diferente debido a características locales del ambiente, no influye en los valores de diversidad. Así por ejemplo en el área de Gredos los cantuesares con una baja frecuencia de jara (D, E) tienen valores de diversidad generalmente superiores a los obtenidos en los jarales de esta misma zona (L, I) en los que sólo aparecen algunos ejemplares aislados de cantueso. Las comunidades en las que el jaral se mezcla con

brezos (O) tienen valores de diversidad inferiores a los calculados para las comunidades puras de cantuesar (D). En la zona de Guadarrama se observa lo mismo. Los cantuesares (F) tienen valores de diversidad superiores a los jarales (J,N,K,M) aunque las diferencias no son siempre significativas.

En los pastizales no se han observado diferencias significativas de diversidad entre las distintas comunidades obtenidas (Tabla V-9). Dado que entre ellas sí existen marcadas diferencias en la composición florística (ver tabla V-3), puede interpretarse que existen comunidades con niveles de organización similares y combinaciones de especies diferentes. La relativa homogeneización florística de los pastizales por efecto del uso comentada en el capítulo 4 podría ser causa de igual modo de una homogeneización de la diversidad (grado de organización). Como se vio en el capítulo anterior, el rango de valores de diversidad en los pastizales es relativamente estrecho. La presión de herbívoros responsable de los altos valores de diversidad en las zonas de pastizal puede ser a su vez responsable de la homogeneización de estos tanto desde un punto de vista florístico (ver apartado IV.5) como de organización.

Tabla V-9. Valores medios de diversidad de las distintas comunidades de monte y pastizal. Las letras indican la existencia de diferencias significativas entre los tipos (test LSD).

Comunidades de monte			Comunidades de pastizal		
P	2,85	a	A	5,10	a
O	3,62	ab	B	5,25	a
L	4,31	bc	C	4,65	a
C	4,56	cd	D	5,10	a
M	4,59	cd	E	5,04	a
I	4,78	cd	F	4,91	a
E	4,99	cde	G	5,24	a
D	5,06	de	H	5,30	a
A	5,10	de			
G	5,12	de			
F	5,12	de			
N	5,21	de			
K	5,22	de			
B	5,25	e			
H	5,36	e			

4.2. Coocurrencia espacial de comunidades

El apartado anteriores han permitido obtener una visión de las distintas comunidades que aparecen en contacto en las zonas de frontera. Se plantea ahora analizar si existe alguna regularidad en la disposición espacial de estas o si por el contrario los contactos encontrados entre distintos tipos de monte y pastizal responden a un proceso aleatorio.

La tabla V-10 indica el porcentaje de fronteras en las que una determinada comunidad en el sector de monte está en contacto espacial con otra en el pastizal. A partir de esta tabla se ha calculado la probabilidad condicionada de asociación entre las comunidades de los dos sectores. La significación de estas probabilidades ha sido evaluada mediante su comparación con un elevado número de contactos generados al azar (análisis de simulación de Monte Carlo). Los resultados muestran una importante falta de asociación espacial entre los tipos de comunidades que forman los sectores de monte y pastizal en el área de estudio. Sólo tres tipos de contactos (28% de las fronteras analizadas) se dan con una probabilidad mayor que la que cabría esperar al azar. En los tres casos la coocurrencia en la disposición espacial es tanto de monte con respecto al pastizal como viceversa.

Tabla V-10. Porcentaje de fronteras en las que un determinado tipo de matorral (columnas) aparece en contacto con otro de pastizal (filas). En negrita y recuadrado se indican las situaciones en que se detecta asociación espacial (número de contactos entre un determinado tipo de monte con otro de pastizal y viceversa no atribuibles al azar, $p \leq 0,01$).

		Comunidades de Monte															
		C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P		
Comunidades de pastizal	A				2				2	4	2						
	B	2	4		6			8			2		2				
	C								2								
	D		16					14							4		
	E			2													
	F				4			2	2	2		6					
	G					6		2								2	
	H						2										

Hay que destacar que las regularidades encontradas no tienen por qué llevar implícitas relaciones causales (que la existencia de una comunidad de monte influya directamente en el tipo de pastizal vecino o viceversa), sino que únicamente reflejan una situación que se aleja del azar. Las causas que lo determinan pueden ser muy variadas:

relaciones propias de la organización de los sistemas, flujos entre ellos o, simplemente, respuestas a unos condicionantes ambientales concretos.

En dos casos de las 3 situaciones de coocurrencia encontradas, la asociación espacial se produce entre sectores de monte y pastizal que, según el análisis de clasificación pertenecen a un mismo tipo de comunidad florística (comunidades D y G). Es decir, ocurre en fronteras formadas por subsistemas diferenciables por su fisionomía, pero no por su composición florística o “fronteras fisionómicas”. Sin embargo no existe asociación espacial en todos los casos de “fronteras fisionómica” (ver por ejemplo los contactos E-E, F-F o H-H), sino que únicamente se produce cuando los contactos son entre comunidades de ambiente xérico del área de Gredos (tipo D) o de la zona de transición Guadarrama-Gredos (tipo G), en las que el monte se define fisionómicamente como un cantuesar o tomillar de muy baja densidad de especies leñosas que permite el desarrollo de un estrato herbáceo, similar al que se desarrolla en el pastizal contiguo.

Por el contrario, el tercer caso de asociación espacial se da entre comunidades bien distinguibles por su composición florística (tipos M y F, Tabla V-3). Se trata de jarales de *Cistus albidus* con un estrato herbáceo bien desarrollado (M) en contacto con pastizales xéricos desarrollados sobre suelos pobres (F). La comunidad M es exclusiva de zonas de monte, mientras que la F puede aparecer tanto en zonas de monte como de pastizal. Ambas comunidades se diferencian del resto por tener un consumo principalmente de conejos.

Los resultados obtenidos pueden plantear dudas sobre la idoneidad del método utilizado ya que el cálculo de las probabilidades condicionadas debe hacerse con un número alto de repeticiones para que el error estándar sea razonablemente pequeño (Usher 1969). Usher sugiere que el número más apropiado para aplicar este método es el resultante de multiplicar filas x columnas en la matriz de asociación (Tabla. V-10). En el presente caso el análisis de coincidencia espacial se ha realizado con un número bajo de observaciones (50 fronteras) en comparación con el número de filas y columnas. Aumentar este número hasta un valor cercano al propuesto por Usher (del orden de $8 \times 14 = 112$) resulta poco viable dada la dificultad que supone un muestreo capaz de recoger, en un territorio amplio, y con un periodo disponible de sólo 3 meses (periodo de crecimiento vegetativo) la variabilidad del monte y del pastizal. Otra alternativa para acercarse en la medida de lo posible al número propuesto por Usher sería reducir el número de grupos o comunidades consideradas (filas y columnas). Esto es posible seleccionando un nivel de corte menos detallado en el análisis de clasificación florística que proporciona las comunidades, como por ejemplo el nivel de 4 grupos (valor

mínimo local de amplitud de nicho promedio, ver Fig. V-7). Sin embargo, aplicando el método a esta nueva matriz de coincidencia espacial con 4 grupos no se obtiene ningún contacto que se aleje significativamente del azar. Si, con objeto de disminuir el número de filas y columnas (y por tanto el número necesario de observaciones) se mantiene el nivel de 16 grupos y se eliminan los formados por una sola observación (grupos N y P) el resultado es el mismo que al considerar el total de los 16 grupos. En otras palabras, la general falta de asociación entre montes y pastizales no depende en este caso del número de grupos considerados.

Los flujos de materia, energía e información entre los dos lados de la frontera no parecen en general, dar lugar a un patrón regular en cuanto a las comunidades que están en contacto. Estos resultados ponen de manifiesto la dificultad de encontrar patrones que expliquen la configuración del paisaje en el área de estudio. Se consideran tres posibles causas de este resultado.

1) Por un lado hay que tener en cuenta que tanto las comunidades de monte como las de pastizal manifiestan una segregación geográfica (áreas orientales y occidentales, Fig. V-8). Esto restringe las posibilidades de contacto entre los diferentes grupos ya que por ejemplo una comunidad de monte propia de la mitad este del área de estudio nunca podrá estar en contacto con un pastizal de la zona oeste y viceversa.

2) Otro factor que puede influir en la falta de asociación espacial monte-pastizal es el distinto número de comunidades florísticas de montes y pastizales, y su desigual frecuencia, tanto a nivel de todo el territorio como de los dos sectores geográficos (Guadarrama y Gredos). Como se vio anteriormente es posible diferenciar 13 comunidades de monte, pero únicamente 6 de pastizal (ver Fig. V-7). Por ejemplo si se dispone de un único tipo de comunidad de monte y un cierto número de comunidades de pastizal, la falta de asociación sería máxima ya que todos los contactos ocurrirían con la misma probabilidad. La probabilidad máxima y mínima de las permutaciones al azar sería la misma e igual a la observada. En nuestro caso hay una baja variabilidad de tipos de pastizal, especialmente en el sector occidental mientras que los matorrales son mucho más heterogéneos (ver Fig. V-8).

3). En tercer lugar puede plantearse que el desigual grado de explotación fundamentalmente ganadera de uno y otro sector (monte o pastizal) podría ser responsable de la falta de coocurrencia, al enmascarar las regularidades ecológicas derivadas de los flujos de materia y energía a través de la frontera. La notable extracción de energía en el pastizal por el uso humano (ganadería, extracción de biomasa etc.) puede ser el factor que determina sus peculiares condiciones florísticas en mayor

medida que aquellos derivados de posibles intercambios de materia y energía con el monte vecino.

5. Análisis estructural a nivel de parcela

Como se ha visto en el apartado tercero de este capítulo, las fronteras responden a la existencia de dos unidades reconocidas tanto fisionómica como florísticamente (monte y pastizal). Aun existiendo estas dos unidades, se ha comprobado que en un número no despreciable de casos no hay importantes diferencias florísticas entre ellas y que por tanto un cambio en la fisionomía no implica siempre una modificación significativa de la composición florística.

Se pretende en este apartado analizar la relación entre composición florística y fisionomía a una escala más detallada. Las fronteras se consideran por ello divididas en 8 parcelas, 4 pertenecientes al sector de monte y 4 al de pastizal. El análisis de la composición florística de estas parcelas en el conjunto del territorio pretende varios objetivos. En primer lugar precisar algo más en cuanto a la localización de la frontera florística entre los dos subsistemas, y en segundo lugar conocer la composición florística que caracteriza internamente a estos dos sectores. Los análisis realizados hasta este punto consideran siempre las fronteras formadas por dos unidades de igual tamaño. Al considerar 8 parcelas en cada frontera es posible identificar mosaicos de diferentes características florísticas y dimensiones. Las comunidades de monte y pastizal descritas anteriormente pueden estar incluyendo unidades heterogéneas que serán identificadas con esta nueva escala de análisis. Si por el contrario los sectores de monte y pastizal son homogéneos internamente, las comunidades obtenidas a escala de sector y parcela deberán coincidir.

Los análisis anteriores permitirán obtener una tipología de fronteras. Se pretende analizar los parámetros relacionados con estos tipos, especialmente los referentes a la tensión florística y termodinámica (biomasa) existente en la frontera, y su relación con la diversidad.

5.1. Caracterización florística de las parcelas

Se analiza la composición florística de los 50 transectos de muestreo considerando cada uno de ellos dividido en 8 parcelas de las cuales 4 pertenecen al sector de monte y 4 al de pastizal. Los distintos tipos de parcelas según su composición florística se obtienen en base a un análisis de clasificación (Fig. V-10). La primera división en el

dendrograma resultante diferencia un grupo formado por el 45% de las parcelas del área de monte. Se trata de jarales, brezales densos o retamares de *Cytisus scoparius*. El resto de las divisiones no hacen una separación tan clara entre los dos sectores que forman cada localidad y aparecen mezcladas parcelas de áreas de monte y pastizal muy diversas. En esta misma figura se señalan dos posibles niveles de corte en base al análisis de amplitud de nicho promedio (A). El espectro de variación de A alcanza el valor más bajo (0,648) al considerar el total de las observaciones divididas en 22 grupos (nivel de máxima heterogeneidad de comunidades). Sin embargo llama la atención la existencia de otro importante mínimo local al considerar 43 grupos, cuyo nivel de disimilitud se diferencia muy poco del anterior (0,651). Aunque en principio resulta más adecuado trabajar con 22 grupos, se han analizado los dos niveles de corte por si un aumento significativo en el número de comunidades consideradas pudiera indicar cambios importantes en la heterogeneidad de las fronteras. La Fig. V-11 muestran la distribución de los 22 y 43 tipos en las parcelas de las 50 fronteras analizadas. Al comparar las dos distribuciones puede verse como considerando 43 grupos, únicamente 6 localidades aumentan su heterogeneidad. El resto mantienen la misma estructura con 22 ó 43 grupos. En 4 de estas 6 localidades un aumento en el número de tipos permite diferenciar florísticamente las parcelas de monte de las de pastizal, que al considerar solo 22 tipos permanecían indiferenciadas (ver por ejemplo fronteras 17, 18, 39 y 53). En estos casos como es lógico, las comunidades que forman el monte y el pastizal están muy próximas en el dendrograma. Las otras dos localidades que se modifican (fronteras 8 y 11) son situaciones muy heterogéneas desde el punto de vista florístico, en las que el aumento en el detalle permite diferenciar una comunidad más. Aunque es importante tener en cuenta estos 6 casos, representan un porcentaje muy pequeño del total de localidades y además las variaciones de heterogeneidad espacial que en ellos se producen no son lo suficientemente importante como para utilizar el segundo nivel de corte. Estos resultados corroboran la utilización del valor más bajo en el espectro de valores de amplitud de nicho promedio aplicado al dendrograma.

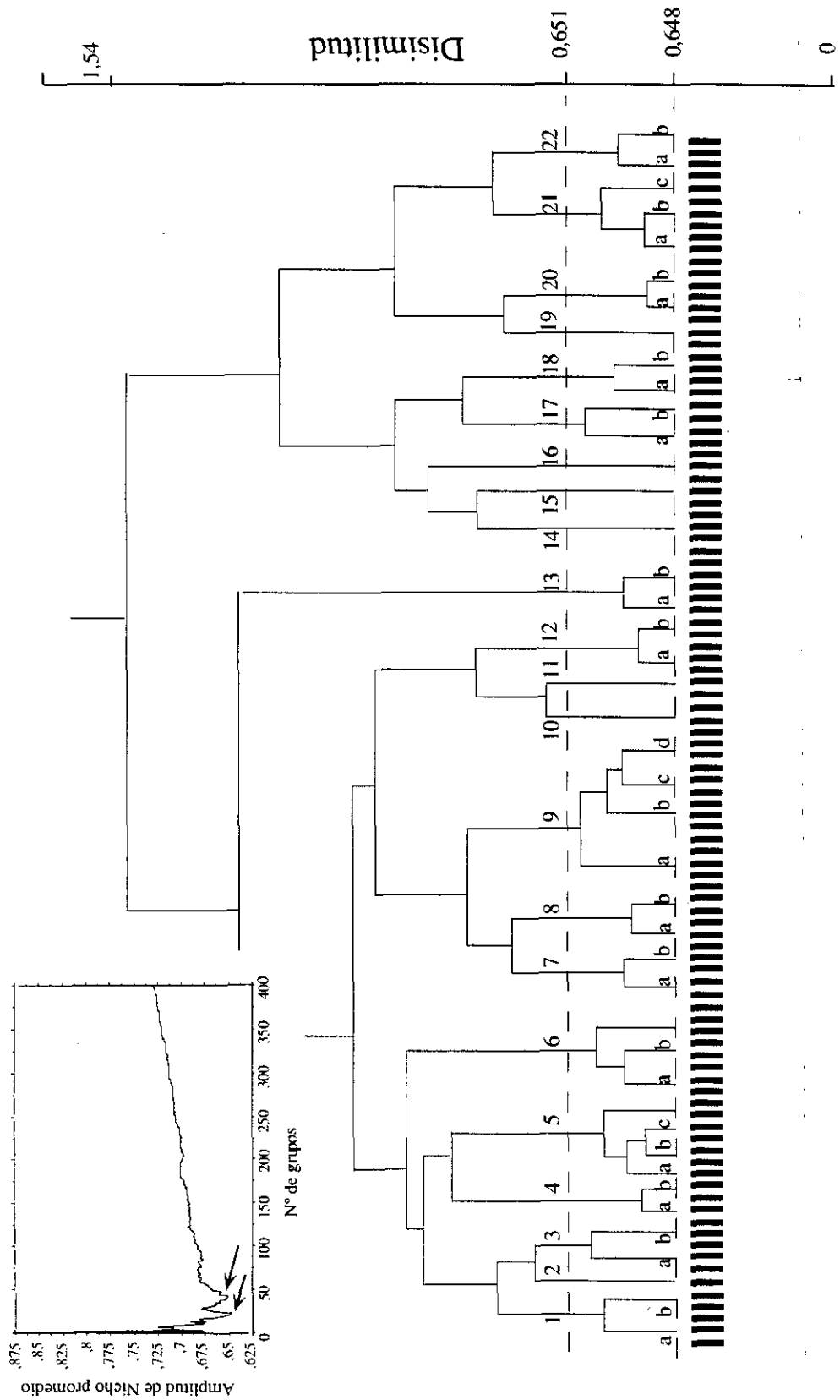


Fig. V-10. Dendrograma resultante de clasificar en base a su composición florística un total de 400 parcelas. Se indican dos niveles de corte en el dendrograma según el análisis de amplitud de nicho promedio (figura del vértice superior izquierdo).

	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F11	F12
P1	1	14	1	19	19	1	18	2	17	1
P2	1	14	1	19	17	1	18	2	17	1
P3	1	14	1	17	17	1	18	2	17	1
P4	1	14	1	4	17	1	13	2	5	5
P5	1	4	1	4	3	5	13	5	5	5
P6	1	2	1	4	3	5	13	13	13	5
P7	1	2	1	4	3	5	13	13	13	5
P8	1	2	1	4	3	5	13	13	13	13
	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20	F21	F22
	22	21	7	22	6	5	19	6	22	22
	22	21	7	22	6	5	19	6	22	22
	22	21	7	22	6	5	19	6	22	22
	5	9	7	5	6	5	19	6	9	5
	5	13	9	5	6	5	6	6	9	5
	5	13	9	5	6	5	6	6	9	5
	5	13	9	5	6	5	6	6	9	5
	5	13	9	5	6	5	6	6	9	5
	5	13	9	5	6	5	6	6	9	5
	F23	F24	F25	F26	F27	F28	F29	F30	F31	F32
	19	1	20	21	7	18	7	16	9	22
	14	1	20	21	7	18	7	16	9	22
	14	1	20	21	7	1	7	16	9	22
	2	1	20	21	7	1	7	16	9	22
	2	13	9	5	5	2	7	9	9	9
	2	13	9	5	5	2	7	9	9	9
	2	13	9	5	5	2	7	9	9	9
	2	13	9	5	5	2	7	9	9	9
	2	13	9	5	5	2	7	9	9	9
	F33	F34	F35	F36	F37	F38	F39	F40	F42	F43
	4	10	8	15	9	22	12	9	22	9
	4	10	8	15	9	7	12	22	22	9
	4	10	8	15	9	21	12	22	22	9
	4	10	8	13	9	21	12	22	22	9
	9	9	9	5	9	9	12	9	5	9
	9	9	9	5	9	9	12	9	5	9
	9	9	9	5	9	9	12	9	5	9
	9	9	9	5	9	9	12	9	5	9
	13	9	9	5	9	9	12	9	5	9
	F44	F45	F46	F47	F48	F49	F50	F51	F52	F53
	9	21	22	7	9	20	7	11	22	9
	9	19	22	7	9	20	7	11	22	9
	9	22	22	7	9	20	7	11	22	9
	9	22	22	9	9	20	7	11	22	9
	9	9	9	9	9	8	9	11	5	9
	9	9	9	9	9	8	9	11	5	9
	9	9	9	9	9	8	9	11	5	9
	9	9	9	9	9	8	9	11	5	9
	9	13	9	9	9	8	9	11	5	9

22 comunidades

	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F11	F12
P1	1a	14	1a	19	19	1a	18a	21a	17b	1a
P2	1a	14	1a	19	17a	1a	18a	21a	17a	1a
P3	1a	14	1a	17a	17a	1a	1a	21a	17b	1a
P4	1a	14	1a	4a	17a	1a	13a	21a	5a	5b
P5	1a	2a	1a	4a	3a	5c	13b	5c	5a	5b
P6	1a	2a	1a	4a	3a	5c	13b	13b	13b	5b
P7	1a	2a	1a	4a	3a	5c	13b	13b	13b	5b
P8	1a	2a	1a	4a	3a	5c	5c	13b	13b	13b
	F13	F14	F15	F16	F17	F18	F19	F20	F21	F22
	22a	21c	7a	22b	6c	5a	19	6b	22a	22a
	22a	21c	7a	22b	6c	5a	19	6b	22a	22a
	22a	21c	7a	22b	6c	5a	19	6b	22a	22a
	5c	21c	7a	6a	6c	5a	19	6b	9a	5a
	5c	13b	9b	6a	6a	5c	6a	6b	9a	5c
	5c	13b	9b	6a	6a	5c	6a	6b	9a	5c
	5c	13b	9b	6a	6a	5c	6a	6b	9a	5c
	5c	13b	9b	6a	6a	5c	6a	6b	9a	5c
	5c	13b	9b	6a	6a	5c	6a	6b	9a	5c
	F23	F24	F25	F26	F27	F28	F29	F30	F31	F32
	19	1b	20a	21b	7a	18b	7b	16	9b	22a
	14	1b	20a	21b	7a	18b	7b	16	9b	22a
	14	1b	20a	21b	7a	1a	7b	16	9b	22a
	2a	1b	20a	21b	7a	1a	7b	16	9b	22a
	2a	13a	19	5a	5c	2a	7b	9a	9b	9b
	2a	13a	19	5a	5c	2a	7b	9a	9b	9b
	2a	13a	19	5a	5c	2a	7b	9a	9b	9b
	2a	13a	19	5a	5c	2a	7b	9a	9b	9b
	2a	13a	19	5a	5c	2a	7b	9a	9b	9b
	F33	F34	F35	F36	F37	F38	F39	F40	F42	F43
	4b	10	8a	15	9c	22a	12a	9b	22a	9b
	4b	10	8a	15	9c	7a	12a	22a	22a	9b
	4b	10	8a	15	9c	21c	12a	22a	22a	9b
	4b	10	8a	13a	9c	21c	12b	22a	22a	9b
	9d	9d	9b	5b	9c	9b	12b	9b	5d	9b
	9d	9d	9b	5b	9c	9b	12b	9b	5d	9b
	9d	9d	9b	5b	9c	9b	12b	9b	5d	9b
	9d	9d	9b	5b	9c	9b	12b	9b	5d	9b
	13b	9d	9b	5b	9c	9b	12b	9b	5d	9b
	F44	F45	F46	F47	F48	F49	F50	F51	F52	F53
	9b	21a	22a	7a	9a	20b	7a	11	22a	9b
	9b	19	22a	7a	9a	20b	7a	11	22a	9b
	9b	22a	22a	7a	9a	20b	7a	11	22a	9b
	9b	22a	22a	9b	9a	20b	7a	11	22a	9b
	9b	9a	9b	9a	9a	8b	9b	11	5d	9b
	9b	9a	9b	9a	9a	8b	9b	11	5d	9b
	9b	9a	9b	9a	9a	8b	9b	11	5d	9b
	9b	9a	9b	9a	9a	8b	9b	11	5d	9b
	9b	13a	9a	9b	9a	8b	9b	11	5d	9b

43 comunidades

Fig. V-11. Distribución de las 22 (A) y 43 (B) comunidades consideradas según el análisis de clasificación de parcelas. Las parcelas 1 a 4 pertenecen al sector considerado de monte en base a su fisionomía; de la 5 a la 8 pertenecen al pastizal. La línea gruesa en cada frontera indica el lugar en el que se identifica un cambio importante en la composición florística.

Con respecto a los tipos obtenidos se observa que en el caso de los pastizales hay una comunidad claramente dominante (Tipo 9). En los monte por el contrario hay una mayor proporcionalidad (Fig. V-12). En el anexo III se indican las especies que caracterizan a cada una de estos grupos. La Tabla V-11 incluye una somera descripción de cada uno de ellos.

Con respecto a la distribución de estas comunidades florísticas a lo largo de los transectos de muestreo de cada frontera se pueden dividir estas en tres tipos. Las que aparecen únicamente en las parcelas correspondientes al área de monte, las exclusivas de zonas de pastizal, y aquellas que pueden aparecer en ambos sectores (Tabla V-12). Del total de las 22 comunidades, 10 son exclusivas de áreas definidas como zonas de monte, 9 de ellas se han diferenciado del resto desde la primera división que se observa en el dendrograma. Únicamente 3 aparecen sólo en áreas de pastizal y el resto pueden aparecer tanto en el sector de monte como en el de pastizal. Los valores medios de biomasa de leñosas (Tabla V-14) establecen claras diferencias entre los grupos. Lógicamente las comunidades con valores más bajos son aquellas pertenecientes a parcelas de pastizal. Las comunidades mixtas monte-pastizal tienen valores intermedios, siendo las exclusivamente de monte las que toman valores más altos.

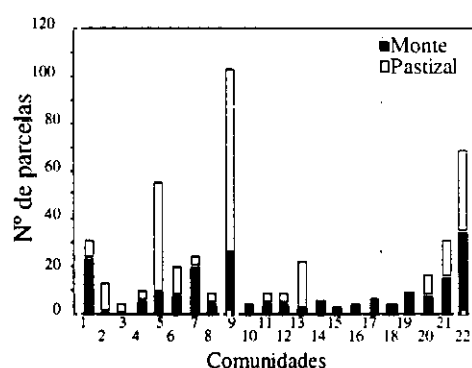


Fig. V-12. Histograma de frecuencia de las 22 comunidades obtenidas del análisis de clasificación de parcelas.

Tabla V-11. Breve descripción de las 22 comunidades obtenidas del análisis de clasificación de parcelas. En el anexo III se indican las especies que caracterizan a cada uno de estos grupos.

1.	Cantuesar poco denso de <i>L. stoechas</i> subsp. <i>pedunculata</i> . Sierra de Guadarrama.
2.	Pastizales densos de carácter xerofítico de la mitad oriental del área de estudio.
3.	Pastizales poco densos de carácter xerofítico de la mitad oriental del área de estudio.
4.	Comunidad subnitrófila muy pobres en especies; en zonas húmedas.
5.	Principalmente pastizales de especies vivaces. Frecuente en zonas húmedas.
6.	Cantuesares y pastizales xerofíticos de la zona de transición Guadarrama-Gredos.
7.	Cantuesares y pastizales xerofíticos de poca cobertura herbácea mezclados con jaras.
8.	Cantuesares y pastizales xerofíticos del área de Gredos.
9.	Cantuesares muy laxos de alta cobertura herbácea y pastizales xerofíticos de Gredos.
10.	Cantuesares muy densos, pobres en herbáceas. Mitad occidental del área de estudio.
11.	Comunidades de monte y pastizal caracterizadas por la presencia de <i>C. multiflorus</i> .
12.	Comunidades con <i>C. salvifolius</i> y <i>G. hirsuta</i> . Estrato herbáceo bien desarrollado.
13.	Pastizales de vivaces bien desarrollados. Zonas húmedas del sector Guadarrámico.
14.	Jarales térmicos con <i>C. albidus</i> con alta densidad de leñosas.
15.	Jaral-brejal de ambientes térmicos y húmedos.
16.	Jaral térmico de <i>C. albidus</i> poco denso.
17.	Jarales poco densos con matorral de carrascas.
18.	Matorral mixto con cantuesos y tomillos muy pobre en herbáceas.
19.	Jaral denso con <i>G. hirsuta</i> y encinas.
20.	Comunidades con <i>E. australis</i> y <i>E. umbellata</i> muy pobres en especies herbáceas.
21.	Comunidades mixtas en ambiente térmico con <i>L. sampaiana</i> .
22.	Comunidades de <i>C. ladanifer</i> y <i>L. sampaiana</i> muy pobres en herbáceas.

Dentro de estas comunidades "mixtas" es posible diferenciar a su vez tres tipos. (ver tabla V-12):

a) Comunidades propias del sector de monte, pero que aparecen en el pastizal sólo en aquellas localidades en las que no existe cambio florístico entre los dos sistemas, como los tipos 1 y 7 (ver fronteras 7, 12, 24 Fig. V-11). Las fronteras con este tipo de distribución pueden interpretarse como áreas en las que el monte está ganando terreno al pastizal probablemente por un abandono de este, lo que conduce a una convergencia en cuanto a la composición florística de ambos subsistemas. Las dos comunidades que presentan estas características son cantuesares ricos en especies herbáceas. La comunidad nº1 es un cantuesar de *L. pedunculata* propio de la mitad oriental del área, mientras que la comunidad nº7 es de *L. sampaiana*, únicamente distribuido en la mitad occidental. Se diferencian del resto de comunidades principalmente por los valores de cobertura herbácea, intermedios entre los de monte (significativamente inferiores) y pastizal (significativamente superiores, Tabla V-12).

Tabla V-12. Sectores en los que es posible localizar cada una de las 22 comunidades (C) obtenidas del análisis de clasificación. M: comunidades que aparecen en sectores de monte; P: comunidades que aparecen en sectores de pastizal; MP: comunidades que aparecen en monte y pastizal en la misma localidad.

C	P	MP	Cobertura herbácea (%)	Biomasa de leñosas (g/m ²)
13	+		184.1 a	75.14 g
5	+	+	74.5 b	66.86 g
2	+		68.5 bc	27.32 g
9	+	+	59.1 cd	96.86 g
3	+		55.8 cda	49.58 g
6	+	+	49.4 de	133.42 g
4	+	+	50.6 de	195.43 fg
12		+	46.9 def	235.90 fg
1	+	+	44.4 ef	234.83 fg
8	+	+	37.7 efg	263.69 fg
7	+	+	34.5 fg	297.38 fg
11		+	34.3 fg	252.49 fg
17	+		27.5 gh	686.85 e
22	+		24.6 gh	1118.8 cd
10	+		21.5 ghi	1523.03 bc
15	+		17.9 ghi	3394.80 a
21	+		13.5 hi	1314.84 bc
14	+		7.7 hi	861.43 de
18	+		6.7 hi	495.30 ef
16	+		5.6 i	648.17 ef
19	+		3.1 i	1336.35 bc
20	+		1.9 i	1554.04 b

b) Comunidades propias de áreas de pastizal pero que aparecen también en el subsistema de monte sólo en aquellas localidades en las que no existe frontera florística entre los dos subsistemas (5, 6 y 9). Son muy ricas en herbáceas pero muy pobre de leñosas. Se da este caso en un total de 9 localidades (ver 17, 18, 20 por ejemplo). En todas ellas la apariencia fisionómica del área de monte es fundamentalmente la de un cantuesar poco denso si bien también aparece algún retamar de igual modo poco denso. Se diferencian del resto por los altos valores de cobertura herbácea, equivalentes a los observados en comunidades exclusivas de pastizal (Tabla V-12). Lógicamente los valores de biomasa de leñosas en el monte son significativamente inferiores a los obtenidos en la mayoría de las comunidades propias de zonas de monte aunque no se diferencian de aquellas propias de pastizal. Las fronteras con estas comunidades pueden ser consideradas como áreas de pastizal en las que la frontera se ha generado por la invasión de plantas leñosas fundamentalmente del género *Lavandula* consecuencia del abandono del uso en las zonas altas de la ladera.

c) Comunidades que pueden aparecer tanto en áreas de monte como de pastizal, pero que al contrario que en los casos anterior nunca aparecen juntas en una misma localidad. Los tipos 4 y 8 presentan estas características. La alta frecuencia de *Plantago coronopus* y *Poa bulbosa* es la característica principal para diferenciar al tipo nº 4 del resto. La alta frecuencia de *Hypochoeris glabra* y *Logfia gallica* junto con la presencia de *Genista hirsuta* y *Halimium viscosum* distinguen a la comunidad nº 8. Los valores bajos de biomasa de leñosas o altos de cobertura herbácea las diferencian de aquellas específicas de zonas de monte.

Quedan por último dos comunidades (números 11 y 12) que representan dos casos particulares. Cada una de ellas aparece exclusivamente en una localidad (fronteras 51 y 39 respectivamente, ver Fig. V-11) en las cuales las 8 parcelas que la forman pertenecen al mismo tipo florístico. La presencia de *C. ladanifer*, *C. laurifolius* y *C. salvifolius* diferencia a la frontera 39 del resto. Estas tres especies conjuntamente tanto en el subsistema de monte como en el de pastizal puede ser la causa tanto de la aparente uniformidad florística entre los dos subsistemas como de la individualización de esta comunidad. Lo mismo puede estar ocurriendo en la localidad 51 cuyas 8 parcelas son del tipo 11. La alta frecuencia de *Agrostis pourreti*, *Cytisus multiflorus*, *Euphorbia exigua*, *Galium parisiense* y *Ranunculus paludosus* diferencia a esta localidad del resto.

Se ha analizado la posible relación de estos tipos con la densidad de excrementos de herbívoros o con la pendiente del terreno, variables de las que se dispone de datos a nivel de parcela, no obteniéndose ningún resultado significativo.

Aún existiendo esta alta variabilidad de tipos florísticos puede verse como la mayoría de las localidades presentan una alta homogeneidad tanto en el monte como en el pastizal (ver Fig. V-11 a). Sólo en 14 fronteras, considerando el monte (ver por ejemplo las fronteras 5, 8, 28) y en 7 analizando los pastizales (fronteras 8, 15 ó 45 por ejemplo) se observa cierta heterogeneidad interna dentro de cada sector.

Uno de los resultados que se desprenden de los análisis anteriores es la alta homogeneidad interna existente tanto en montes como en pastizales. Dicho resultado apoya la división de los transectos de muestreo en dos partes, aunque como se ha visto anteriormente no tienen necesariamente que estar formados por el mismo número de parcelas o, dicho de otra manera, la división en dos sectores florísticos no coincide siempre con la división en dos sectores fisionómicos. La comparación entre las comunidades obtenidas utilizando el sector como unidad de análisis y aquellas en la que la unidad fue la parcela corroboran este resultado. En efecto, muchos de los tipos obtenidos en el análisis por parcela tienen su equivalente en la clasificación de sectores

(Fig. V-13). En otros casos, los grupos obtenidos a nivel de sector se han desdoblado en varios al considerar la parcela como unidades de análisis, consecuencia lógica del mayor número de grupos considerados. En estos casos las diferencias en composición entre estos grupos no son muy elevadas ya que en general aparecen muy próximas en el dendrograma correspondiente.

		Comunidades de Sectores															
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
Comunidades de Parcelas	1						27					3					
	2						4								1		
	3						4										
	4			4							1						
	5	3	39				10			3	1						
	6							20									
	7				11			8		9							
	8				8												
	9		4		84		4	4		2							
	10				4												
	11					8											
	12								8								
	13	17	2									1			1		
	14													6			
	15														3		
	16													4			
	17										7						
	18											4					
	19									1	3			1			4
	20															8	
	21									3		4	8				
	22									26							

Fig. V-13. Equivalencia entre las comunidades florísticas obtenidas para los sectores de monte y pastizal (columnas) y las definidas para las parcelas (filas).

Estos análisis han determinado la existencia de un importante número de localidades (24%) en las que no hay diferencias florísticas entre monte y pastizal, la homogeneidad florística de la localidad se refleja a ambas escalas de análisis (ver por ejemplo las fronteras 2, 4, 17, 29, 48, Fig. V-11). Únicamente tres fronteras que a nivel de sector no mostraban diferenciación entre monte y pastizal (fronteras 34, 35 y 47) sí se diferencian al utilizar las parcelas, lo cual resulta lógico por el cambio a una escala de análisis más detallada y el mayor número de tipos disponibles. Las comunidades que caracterizan a los dos sectores en contacto en estos casos están muy próximas florísticamente como puede verse en el dendrograma correspondiente (Fig. V-10). Solo en dos fronteras se produce una situación inversa a la anterior. Se trata de las

localidades 18 y 53 en las cuales la heterogeneidad se muestra a nivel de dos sectores, siendo todo el transecto homogéneo cuando se analiza a nivel más detallado. El cambio de escala ha influido en estas dos fronteras de forma inversa a la que en principio cabría esperar. El análisis de amplitud de nicho promedio realizado para diferentes subdivisiones del transecto (ver tabla V-1) indica que se trata de dos localidades con un espectro de variación de la heterogeneidad espacial a distintas escalas de análisis muy constante. La estructura de estas fronteras probablemente sea de menor detalle a cualquiera de las consideradas con anterioridad.

En el resto de localidades el análisis por parcelas ha permitido fundamentalmente precisar la localización de la frontera florística entre los dos subsistemas en contacto. En un importante número de localidades (54%) las fronteras se dividen principalmente en dos sectores florísticos, aunque estos no son siempre de igual tamaño.

Los resultados expuestos indican que las fronteras se dividen claramente en dos sectores florísticos, aunque su delimitación no es siempre coincidente con un cambio fisionómico. La tipología de comunidades obtenidas es semejante al considerar el sector o la parcela como unidad de análisis. Este resultado es lógico dada la alta homogeneidad interna que se observa en los sectores de monte y pastizal cuando estos han sido analizados considerando los transectos divididos en 8 parcelas.

b) Parcelas

F12	<table><tr><td>1</td><td>6</td></tr></table>	1	6	F22	<table><tr><td>13</td><td>6</td></tr></table>	13	6	F32	<table><tr><td>13</td><td>3</td></tr></table>	13	3	F43	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3	F53	<table><tr><td>3</td><td>6</td></tr></table>	3	6
1	6																		
13	6																		
13	3																		
3	3																		
3	6																		
F11	<table><tr><td>10</td><td>7</td></tr></table>	10	7	F21	<table><tr><td>13</td><td>2</td></tr></table>	13	2	F31	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3	F42	<table><tr><td>13</td><td>6</td></tr></table>	13	6	F52	<table><tr><td>13</td><td>6</td></tr></table>	13	6
10	7																		
13	2																		
3	3																		
13	6																		
13	6																		
F9	<table><tr><td>11</td><td>7</td></tr></table>	11	7	F20	<table><tr><td>2</td><td>2</td></tr></table>	2	2	F30	<table><tr><td>8</td><td>1</td></tr></table>	8	1	F41	<table><tr><td>13</td><td>3</td></tr></table>	13	3	F51	<table><tr><td>4</td><td>4</td></tr></table>	4	4
11	7																		
2	2																		
8	1																		
13	3																		
4	4																		
F8	<table><tr><td>11</td><td>7</td></tr></table>	11	7	F19	<table><tr><td>15</td><td>2</td></tr></table>	15	2	F29	<table><tr><td>2</td><td>2</td></tr></table>	2	2	F39	<table><tr><td>14</td><td>14</td></tr></table>	14	14	F50	<table><tr><td>13</td><td>3</td></tr></table>	13	3
11	7																		
15	2																		
2	2																		
14	14																		
13	3																		
F7	<table><tr><td>1</td><td>6</td></tr></table>	1	6	F18	<table><tr><td>1</td><td>6</td></tr></table>	1	6	F28	<table><tr><td>11</td><td>1</td></tr></table>	11	1	F38	<table><tr><td>13</td><td>3</td></tr></table>	13	3	F49	<table><tr><td>16</td><td>3</td></tr></table>	16	3
1	6																		
1	6																		
11	1																		
13	3																		
16	3																		
F6	<table><tr><td>10</td><td>1</td></tr></table>	10	1	F17	<table><tr><td>2</td><td>2</td></tr></table>	2	2	F27	<table><tr><td>3</td><td>6</td></tr></table>	3	6	F37	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3	F48	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3
10	1																		
2	2																		
3	6																		
3	3																		
3	3																		
F5	<table><tr><td>10</td><td>5</td></tr></table>	10	5	F16	<table><tr><td>13</td><td>1</td></tr></table>	13	1	F26	<table><tr><td>12</td><td>6</td></tr></table>	12	6	F36	<table><tr><td>9</td><td>6</td></tr></table>	9	6	F47	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3
10	5																		
13	1																		
12	6																		
9	6																		
3	3																		
F4	<table><tr><td>1</td><td>1</td></tr></table>	1	1	F15	<table><tr><td>13</td><td>3</td></tr></table>	13	3	F25	<table><tr><td>16</td><td>3</td></tr></table>	16	3	F35	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3	F46	<table><tr><td>13</td><td>3</td></tr></table>	13	3
1	1																		
13	3																		
16	3																		
3	3																		
13	3																		
F3	<table><tr><td>8</td><td>1</td></tr></table>	8	1	F14	<table><tr><td>12</td><td>7</td></tr></table>	12	7	F24	<table><tr><td>1</td><td>7</td></tr></table>	1	7	F34	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3	F45	<table><tr><td>13</td><td>3</td></tr></table>	13	3
8	1																		
12	7																		
1	7																		
3	3																		
13	3																		
F2	<table><tr><td>1</td><td>1</td></tr></table>	1	1	F13	<table><tr><td>13</td><td>6</td></tr></table>	13	6	F23	<table><tr><td>8</td><td>1</td></tr></table>	8	1	F33	<table><tr><td>5</td><td>6</td></tr></table>	5	6	F44	<table><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	3	3
1	1																		
13	6																		
8	1																		
5	6																		
3	3																		

P1	F1
P2	F2
P3	F3
P4	F4
P5	F5
P6	F6
P7	F7
P8	F8
P9	F9
P10	F10
P11	F11
P12	F12
P13	F13
P14	F14
P15	F15
P16	F16
P17	F17
P18	F18
P19	F19
P20	F20
P21	F21
P22	F22
P23	F23
P24	F24
P25	F25
P26	F26
P27	F27
P28	F28
P29	F29
P30	F30
P31	F31
P32	F32
P33	F33
P34	F34
P35	F35
P36	F36
P37	F37
P38	F38
P39	F39
P40	F40
P41	F41
P42	F42
P43	F43
P44	F44
P45	F45
P46	F46
P47	F47
P48	F48
P49	F49
P50	F50
P51	F51
P52	F52
P53	F53

Fig. V-13. Tipo de comunidad que contiene cada una de las fronteras estudiadas. En la figura a) se indican las comunidades de los sectores de monte y pastizal. La figura b) muestra las comunidades de cada una de las parcelas.

5.2. Tipología de fronteras

De lo observado en los apartados anteriores se desprende que la existencia de un cambio fisionómico en la vegetación no tiene que estar necesariamente asociada a variaciones en la composición florística. En base a ello y teniendo en cuenta la distribución de tipos de comunidades en las parcelas que muestra la Fig. V-11, es posible considerar tres tipos fundamentales de fronteras monte-pastizal (Fig. V-15).

1) Fronteras en las que no hay diferencias entre la composición florística del monte y del pasto. Toda la frontera es homogénea respecto al tipo de comunidad por la que está formada. Es decir, las diferencias fisionómicas detectadas entre las parcelas 4 y 5 no se corresponde con un cambio significativo en la composición florística. Un 28% de las localidades estudiadas presentan esta distribución. De ellas, un 65% están formadas por las comunidades 9, 5 y 6 que como se vio en el apartado anterior son propias de zonas de pastizal que aparecen en el monte en los casos en los que no hay diferencias florísticas entre los dos subsistemas. En estos casos las parcelas 1 a 4 tienen fisionomía de monte debido a la presencia de cantuesos o retamas que dan lugar a una formación de bajos valores de biomasa y una relativamente alta cobertura de herbáceas. Este tipo de fronteras pueden ser interpretadas como zonas de pastizal en las que la frontera se ha originado por la invasión de plantas leñosas fundamentalmente del género *Lavandula*. En un 21% de los casos las parcelas pertenecen a una comunidad propia de monte (comunidades 1 y 7) dominadas por *L. pedunculata* y *L. sampaiana* respectivamente. El 14 % restante son unas localidades con unas características muy peculiares (comunidades 11 y 12) en las que como ya se indicó en el apartado anterior, la presencia de *Cytisus multiflorus* y *Genista hirsuta*, dos especies muy poco representadas en la zona de estudio, pueden ser las responsables de que los dos sectores pertenezcan a una misma comunidad florística.

2) Localidades en las que la frontera florística entre monte y pastizal no coincide con la frontera definida fisionómicamente (entre las parcelas 4 y 5) sino que está desplazada hacia el monte, localizándose entre las parcelas 3 y 4. De este modo, cada localidad contiene tres parcelas de monte (parcelas 1, 2 y 3) y 5 de pastizal (4, 5, 6, 7 y 8). Un 22% del total de las localidades (11 fronteras) presentan esta distribución. En las parcelas consideradas de monte predominan distintos tipos de comunidades de jaral (comunidades 15, 14, 17, 18, 19 y 22) que en total suman un 79% de las observaciones. Sólo en un 21% de las parcelas de monte son de tipo cantuesar (comunidades 1 y 7). Cualquier comunidad de las consideradas propias de área de pastizal puede aparecer en las parcelas 4 a 8.

3) Localidades en las que la frontera definida fisionómicamente coincide con un cambio en la composición florística. Pertenecen a este grupo el 50% de las fronteras estudiadas. Se trata del tipo más generalista en cuanto a las comunidades florísticas por la que puede estar formado. Es posible encontrar 13 tipos de montes diferentes en las parcelas 1 a 4 (sector de monte) y 6 pastizales en el sector correspondiente. El 68% de las parcelas de monte son comunidades de jaral, retamar o brezal (comunidades 16, 20, 21 etc.), siendo el 32% restante cantuesares.

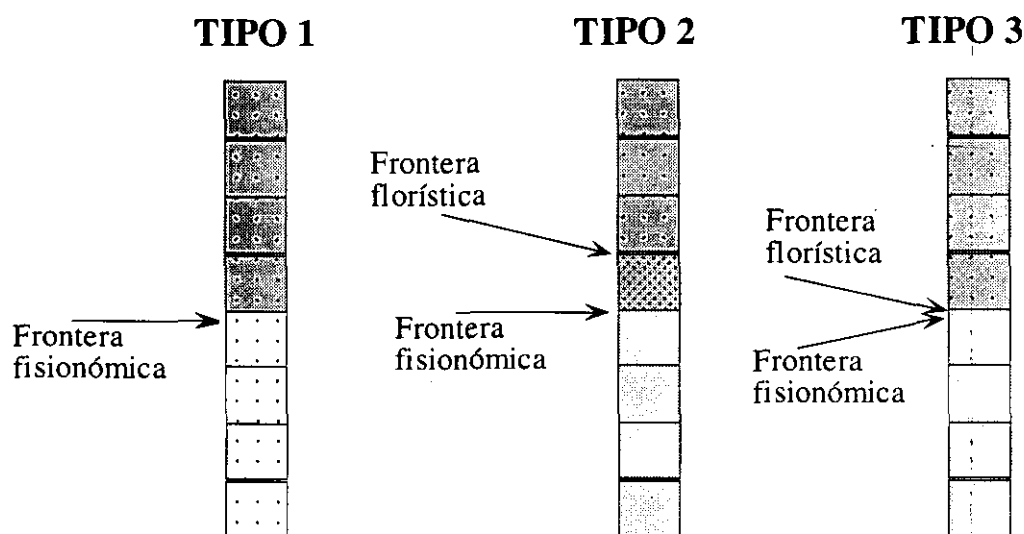


Fig. V-15. Esquema de los tres tipos de fronteras identificados. El color diferencia fisionómicamente los sectores. La trama muestra diferencias en la composición florística.

Las localidades de tipo 1 o fronteras fisionómicas se distribuyen en el territorio en áreas de menor altitud (media de 449 m.snm) coincidiendo con una mayor frecuencia de cantuesares, en comparación con las localidades de tipo 2 (frontera florística desplazada de la fisionómica) ó 3 (frontera florística y fisionómica coincidente) con medias de 725 y 525 m.snm respectivamente (diferencias significativas, test LSD).

Los resultados antes expuestos parecen indicar una cierta relación entre el tipo de frontera y la comunidad de la zona de monte. En concreto parece claro que las localidades en las que monte y pasto no son distinguibles florísticamente (tipo 1) están asociadas a montes de cantuesar. En los tipos 2 y 3 por el contrario son más abundantes los jarales, brezales o retamares. Calculando los valores medios de biomasa en las parcelas de monte pueden distinguirse claramente las localidades en las que no hay frontera florística (tipo 1) con valores bajos de biomasa de leñosas, de aquellas en la que esta es patente (tipos 2 y 3, Tabla V-13). Dicho resultado es evidente ya que como se vio en el capítulo IV-4, los cantuesares tienen valores de biomasa generalmente

inferiores al resto de comunidades de monte lo que determina a su vez su mayor cobertura herbácea (Tabla V-13). Las fronteras tipo 2 y 3 son indiferenciables en cuanto a los valores medios de biomasa de leñosas.

Tabla V-13. Comparación de los valores medios (test LSD) por parcela de una serie de variables para los tres tipos de fronteras considerados.

	<i>Bm leñosas monte (g/m²)</i>	<i>Diferencia entre subsistemas (g/m²)</i>	<i>Cob. herbáceas monte (%)</i>	<i>Cob. herbáceas pastizal (%)</i>
<i>Tipo 1</i>	353 b	325 b	40 a	61 b
<i>Tipo 2</i>	839 a	831 a	21 b	69 a
<i>Tipo 3</i>	962 a	936 a	22 b	69 a

Por otro lado la variación de la biomasa a lo largo del transecto de muestreo presenta un patrón de distribución diferente según el tipo definido. En la Fig. V-16 puede verse el valor medio de biomasa en las 8 parcelas que forman el transecto de muestreo. Las localidades de tipo 1 en las que no hay frontera florística entre los subsistemas tienen valores de biomasa en el monte muy bajos (inferiores a 400 g/m²) y, como se puede apreciar en la figura, muy constantes en las 4 parcelas correspondientes al sector de monte. El valor medio en g/m² es significativamente inferior al obtenido en cualquiera de los otros dos tipos. El segundo caso en el que la frontera florística y fisionómica se encuentran desplazadas muestra un gradiente de variación de la biomasa; desde la parcela 1 la biomasa va disminuyendo hasta hacerse cero (o muy próxima a cero) al llegar al pastizal (parcela 5). La parcela 4 florísticamente puede considerarse como un pastizal, aunque fisionómicamente fue incluida en el área de monte. Se trata de una parcela con un valor de biomasa relativamente bajo (en torno a los 400 g/m²) que permite el desarrollo de un estrato herbáceo similar al que se desarrolla en las parcelas 5 a 8. El valor de biomasa obtenido en esta, está en el mismo rango al descrito anteriormente para las parcelas de monte de las localidades incluidas en el tipo 1 (valores próximos a 400 g/m²) en las que se produce una misma situación. Es decir, su fisionomía induce a definirlas como monte aunque el posterior análisis de la composición florística no las diferencia del pastizal con el que están en contacto. A partir de estos resultados podría sugerirse la cantidad de 400 g/m² como el valor aproximado de biomasa de leñosas a partir del cual una comunidad puede considerarse florísticamente como monte. Es decir, a partir de 400 g/m² de leñosas es posible pensar en una modificación de las condiciones microclimáticas, edáficas etc. que afectan al desarrollo del estrato herbáceo. Por último, la tercera de las situaciones incluye

localidades con valores muy altos de biomasa en el monte. En el paso de monte a pastizal se produce una pérdida brusca de biomasa, pasando de valores en torno a los 800 g/m² en la parcela 4 a prácticamente 0 en la 5 coincidiendo con un cambio fisionómico y florístico.

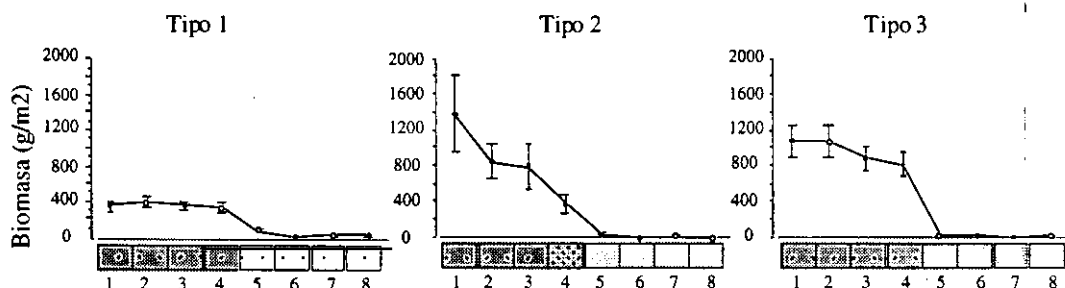


Fig. V-16. Variación de los valores medios de biomasa de leñosas a lo largo de los tres tipos de fronteras definidos. Las parcelas 1 a 4 corresponden al sector definido fisionómicamente como monte (trama oscura). Las 4 restantes corresponden al pastizal (color blanco). Con distinto punteado se indica la existencia de diferencias en la composición florística.

Se ha analizado el tipo de uso de herbívoros al que están sometidas las localidades pertenecientes a estos 3 tipos. En principio no es posible asignar un uso específico a cada uno de ellos; no se encuentra asociación entre estos tres tipos y los obtenidos en base a la densidad de excrementos de herbívoros (ver apartado IV-5). Sin embargo si se compara la cantidad de excrementos encontrados en monte y pastizal, se observan algunas diferencias (Tabla V-14).

Exceptuando los conejos, que no muestran preferencia por uno u otro subsistema en ningún caso, otros herbívoros como ovejas o vacas responden a los diferentes tipos de fronteras de la siguiente manera: ovejas y vacas utilizan indistintamente monte y pastizal en las localidades sin frontera florística (tipo 1). Por el contrario su actividad se centra claramente en el pastizal cuando la frontera florística y fisionómica son coincidentes (tipo 3). El tipo 2 con la frontera florística desplazada con respecto a la fisionómica presenta una situación intermedia en cuanto a la distribución de herbívoros. Las ovejas se quedan restringidas a la zona de pastizal, mientras que las vacas utilizan ambos subsistemas (Tabla V-14).

Estos resultados están lógicamente asociadas a los valores de cobertura herbácea observados. Cuando no hay frontera florística (tipo 1) los valores de cobertura herbácea en el monte son muy elevados (40%, tabla V-13) lo que permiten un consumo por parte

de los herbívoros equivalente al del pastizal contiguo. En los tipos 2 y 3 la cobertura herbácea en el monte es menor haciéndose menos apetecibles para el ganado, que centra su actividad en el pastizal contiguo. Las menores diferencias observadas en el tipo 2 con respecto al 3 pueden estar asociadas a la variación de la biomasa de leñosas a lo largo de la frontera. En el tipo 2 esta variación es muy gradual lo que probablemente permite el consumo de los herbívoros al menos en las bandas más próximas al pastizal donde la densidad de leñosas no es muy alta, siendo esta la causa de que no existan diferencias significativas entre los dos subsistemas. En el tipo 3 por el contrario hay una frontera muy fuerte en cuanto a la biomasa de leñosas, que limita el paso del ganado.

Tabla V-14. Comparación mediante t pareada de los valores de densidad de excrementos de herbívoros en monte y pastizal, para los tres tipos de fronteras definidos. Las diferencias son siempre a favor del pastizal. NS= diferencias no significativas.

	Tipo 1		Tipo 2		Tipo 3	
Conejo	t=-0.3	p=NS	t=-1.03	p=NS	t=-0.13	p=NS
Oveja	t=-2.25	p=NS	t=-3.69	p=0.003	t=-2.97	p=0.008
Vaca	t=-2.29	p=NS	t=-1.45	p=NS	t=-2.65	p=0.017

Se ha estimado la tensión florística existe entre monte y pastizal mediante el índice de similitud de Jaccard. Este índice mide la semejanza entre dos observaciones en base a la presencia de especies comunes. Cuantas más especies tengan en común las unidades a comparar (mayor similitud), menor será la tensión existente entre ellas. La tensión florística calculada para los tres tipos de fronteras considerando estas divididas en dos sectores iguales, o calculando la tensión entre las parcelas que delimitan la frontera florística o la fisionómica en su defecto, dan lugar a resultados equivalentes (Tabla V-15). Las localidades con frontera únicamente fisionómica (tipo 1) tienen lógicamente una tensión florística monte-pastizal significativamente inferior a la observada en cualquiera de los otros dos casos.

Tabla V-15. Tensión florística calculada con el índice de Jaccard entre los sectores de monte y pastizal o entre las parcelas que definen la frontera florística o fisionómica en su defecto.

	<i>Fronteras tipo 1</i>	<i>Fronteras tipo 2</i>	<i>Fronteras tipo 3</i>
<i>Tensión entre sectores</i>	0,52 b	0,33 a	0,33 a
<i>Tensión entre parcelas</i>	0,49 b	0,35 a	0,32 a
	Baja tensión	Alta tensión	

Como se vio anteriormente la diferencia de biomasa entre los dos subsistemas como una medida de la tensión termodinámica, diferencia los tres tipos de fronteras de la misma manera que la tensión florística. De hecho estas dos medidas están correlacionadas significativamente ($r=0,52$; $p=0,0001$) al considerar conjuntamente las 50 localidades del área de estudio. Cuanto mayor es la biomasa que acumula el monte en relación al pastizal, mayores son las diferencias florísticas entre los dos sistemas.

Las localidades pertenecientes al tipo 1 tiene por término medio valores de diversidad, tanto en el monte como en el pastizal, significativamente superiores a los que se obtienen en el resto de localidades. En la Tabla V-16 se comparan los valores medios de H' de monte y pastizal para cada uno de los tipos de fronteras obtenidos. La diversidad se ha calculado teniendo en cuenta la localización de la frontera florística o en su defecto de la fisionómica. No hay diferencias significativas entre los tipos 2 y 3, en los que al contrario que en el 1 es posible identificar una clara frontera florística entre los subsistemas. Comparando los valores de diversidad de monte y pastizal puede observarse lo siguiente:

Las localidades del tipo 1, sin frontera florística monte-pastizal presentan, como es lógico esperar, valores de diversidad semejantes en ambos subsistemas. En los otros dos casos (tipos 2 y 3) con diferencias florísticas entre subsistemas, se observan diferencias significativas de diversidad, teniendo en ambos casos los pastizales valores significativamente superiores a los montes. Estas diferencias son mayores en el tipo 3 donde la tensión de biomasa es algo mayor y coinciden la frontera florística y la fisionómica.

Tabla. V-16. Tres tipos de situaciones diferenciadas en cuanto a la localización de la frontera florística y fisionómica en las localidades estudiadas. Se indican los valores medios de diversidad obtenidos en la localidad, en monte y pastizal y la existencia de diferencias entre estos dos subsistemas. Las letras indican la existencia de diferencias significativas al comparar simultáneamente los tres tipos (Test LSD).

	<i>Tipo 1</i>	<i>Tipo 2</i>	<i>Tipo 3</i>
<i>H' del monte</i>	4,64 a	4,17 b	3,95 b
<i>H' Pastizal</i>	4,76 a	4,49 b	4,56 b
<i>Diferencias de H' monte-pastizal</i>	f=2,6 P=0,10	f=5,13 P=0,026	f=35,84 P=0,0001
<i>H' localidad</i>	5,47 a	5,54 a	5,45 a

Los resultados expuestos parecen indicar que la tensión florística y termodinámica que se establece entre monte y pastizal esta relacionada con unos determinados valores de diversidad. La diversidad de especies tanto en el monte como en el pastizal es mayor cuanto menor es la tensión (florística y termodinámica) existente entre los dos subsistemas. Cuando la tensión es mínima los dos sistemas tienden a igualarse florísticamente, igualando también sus valores de diversidad. Por el contrario las diferencias de diversidad monte-pastizal son más significativas cuanto más fuerte es el paso de uno a otro subsistema, tanto desde un punto de vista florístico como de biomasa (mayor tensión). Los tres casos obtenidos representan tres fases en el contacto entre dos unidades. Desde una situación de baja tensión (bajas diferencias florísticas y de biomasa, tipo 1) hasta el extremo opuesto de máximas diferencias entre los subsistemas (tipo 3), pasando por una situación intermedia con un cambio gradual de los mismos parámetros (tipo 2).

Algunos estudios teóricos indican que en las zonas de frontera, baja tensión implica alta permeabilidad (Wiens *et al.* 1985), lo que favorece el intercambio de semillas y una tendencia a una situación de equilibrio. Esto podría explicar la semejanza en cuanto a composición florística y diversidad entre los dos subsistemas en contacto en las localidades con baja tensión florística y termodinámica. Esta situación de equilibrio podría dar lugar a contactos en los que los dos subsistemas tuvieran la misma diversidad, en un amplio rango de valores. Sin embargo, los resultados muestran que en esta situación de alta permeabilidad o equilibrio, los valores de diversidad en los dos subsistemas son más altos por término medio que los obtenidos en cualquiera de las demás comunidades de monte o pastizal.

En situaciones de mayor tensión los valores de diversidad son menores tanto en el monte como en el pastizal. Dado que en el pastizal la frecuencia de leñosas es siempre muy baja, puede considerarse que la tensión de la frontera está determinada principalmente por la cantidad de biomasa leñosa en el monte. De este modo la

disminución de la diversidad en el monte al aumentar la tensión resulta lógica, ya que esta implica un aumento de la biomasa de leñosas (mayor cobertura) que impide el desarrollo del estrato herbáceo. Los valores más bajos de diversidad en el pastizal en estos casos resultan difíciles de justificar, aunque podrían plantearse que la reducción de los flujos de semillas de uno a otro sistema por un alto acumulo de biomasa en el monte (Wiens *et al.* 1985) puedan ser responsables. Aunque no se han encontrado diferencias significativas en cuanto al uso de herbívoros para las tres situaciones contempladas, no puede descartarse este como un factor importante en la regulación de la diversidad en estas zonas. Lo que se ha observado es que en las fronteras de alta tensión el uso de algunos herbívoros (ovejas y vacas) se centra en el pastizal, mientras que, cuando la tensión es baja se distribuyen a lo largo de toda la frontera. No se dispone de datos sobre la carga optima ganadera en estas zonas, pero puede intuirse que cuando los herbívoros se centran en el pasto producen una sobreexplotación de estos en detrimento de los valores de diversidad. Cuando se reparten entre monte y pastizal la carga puede ser más favorable para el mantenimiento de un mayor número de especies.

Las comunidades dominadas por especies del género *Lavandula* (comunidades D, F, G, Tabla V-17) dan lugar por lo general a contactos de muy baja tensión tanto florística como termodinámica (localidades del tipo 1). Los montes de *Cistus ladanifer*, *Citrusus* o *Erica* (comunidades I, J, K etc) representan en general la situación contraria (Tabla V-18).

Tabla V-17. Número de sectores pertenecientes a las distintas comuísticas florísticas (Com) según el tipo de frontera al que pertenecen.

Com	MONTE			PASTIZAL		
	Tipo 1	Tipo 2	Tipo3	Tipo 1	Tipo 2	Tipo3
A				0	2	3
B				2	4	6
C	0	0	1	0	1	0
D	6	1	3	5	1	11
E	1	0	0	1	0	0
F	3	1	2	2	2	4
G	3	0	0	3	1	1
H	1	0	0	1	0	0
I	0	4	9			
J	0	2	1			
K	0	1	2			
L	0	0	2			
M	0	1	2			
N	0	1	0			
O	0	0	2			
P	0	0	1			

VI. Patrones de variación de la composición florística , diversidad y biomasa leñosa a lo largo de las fronteras.

1. Introducción

El estudio que se presenta en este capítulo pretende analizar la variación interna de la diversidad a lo largo de las frontera monte-pastizal y su relación con las variaciones en composición florística y biomasa.

En capítulos anteriores se ha analizado la relación entre estos parámetros a distintas escalas, pero considerando siempre la heterogeneidad existente en el área de estudio. Es decir, se han analizado estas relaciones teniendo en cuenta simultáneamente las 50 localidades (nivel regional). Ahora se analizan localmente cada una de las fronteras describiendo la variación interna de cada uno de estos parámetros. Se considera que las relaciones observada entre la diversidad, los valores de biomasa y composición florística a nivel regional no tienen necesariamente que mantenerse al cambiar de escala y analizar internamente cada localidad (Moore y Keddy 1989).

El capítulo se plantea los siguientes objetivos concretos:

i) Identificar y caracterizar los principales perfiles o patrones de variación de la composición florística, la diversidad y la biomasa a lo largo de las fronteras. La metodología empleada permitirá tipificar las fronteras en unos pocos grupos representativos de la variabilidad existente en el territorio. Se analiza su relación con características globales de la localidad como la intensidad de uso, las características edáficas, la tipología florística, la tensión florística o termodinámica o los valores globales de diversidad.

ii) Identificar la relación entre estos tres parámetros en cuanto a su variación interna en las fronteras.

La escala de análisis utilizada considera cada frontera formada por un total de 24 bandas (ver Apartado II.3). La variación de la composición florística y los valores de biomasa y diversidad en estas bandas, da lugar a unos perfiles de variación que serán tipificados en un número reducido de grupos. Estos perfiles

son de gran interés en el estudio de fronteras ya que aportan información sobre la estructura interna de estas, el reparto de la tensión tanto florística como termodinámica (biomasa acumulada) o la variación del nivel de organización estimado en función de los valores de diversidad.

El estudio de perfiles de variación de diversos parámetros a lo largo de transectos perpendiculares a la frontera ha sido el método utilizado tradicionalmente para detectar la existencia de una frontera e identificar patrones de variación. En la mayoría de los trabajos realizados, estos perfiles se han basado en análisis de la composición florística, colocando en ordenadas alguna medida de la semejanza entre las observaciones, y en abscisas la posición de estas en el transecto (Beal 1969; Fresco 1972; van der Maarel 1974, 1976; Proctor 1974; Naveh y Whittaker 1979; Hobbs 1986; Werger *et al.* 1983; Van Leeuwen 1966; Greig Smith 1957). Sin embargo la mayoría de ellos abarcan el problema desde una perspectiva teórica.

La variación de los valores de diversidad (Hansen *et al.* 1988b) o de características edáficas (Streit *et al.* 1993), aunque menos frecuentemente, también son ejemplos de la utilización de este tipo de perfiles. No se han encontrado referencias en cuanto a la variación de la biomasa.

Independientemente de la variable considerada, se admite que una discontinuidad en el perfil indica la existencia de una frontera. Un cambio brusco entre dos subsistemas se asocia con una situación de ecotono, mientras que una variación gradual o una banda de características intermedias que conecta los dos subsistemas indica una situación de ecoclina.

Uno de los patrones de diversidad muy discutido en relación con las fronteras ecológicas y que sin duda llama la atención es el llamado efecto borde (Leopold 1933; Odum 1971). Este concepto considerado durante muchos años como un principio fundamental en ecología (Wiens 1976) supone un aumento de la diversidad de plantas y animales hacia la zona de frontera al solapar especies de cada uno de los dos subsistemas más otras especialistas de zonas de frontera. Su validez no es sin embargo generalizable. De hecho los patrones de diversidad de especies desde la zona núcleo de una unidad del territorio hacia el borde de

esta son muy complejos estando influidos por la escala espacial considerada, por múltiples factores ambientales, por las características propias de los organismos (biotipos, demografía) y por la propia estructura del ecotono y las unidades adyacentes (Harris 1984).

Los estudios empíricos sobre este efecto son cada vez más frecuentes, pero en su mayoría se refieren a fauna y fundamentalmente a pájaros (Yahner 1988; Harris 1988; Anderson 1979; Gates y Gysel 1978; Gates y Mosher 1981; Harris 1988 etc). Los resultados de estos estudios son en ocasiones contradictorios y no siempre la diversidad es mayor en la zona de frontera. Diversos autores (Yahner 1988; Helle y Helle 1982; Wilcove *et al.* 1986), etc. demuestran una disminución de la riqueza de pájaros hacia la zona límite del bosque.

Diversos autores (Neilson *et al.* 1992; Delcourt y Delcourt 1992) apoyan la teoría de que la diversidad de especies o diversidad alfa es comparativamente mayor en la zona central de una unidad o sistema en el territorio donde la competición entre especies es mayor y la exclusión competitiva menor que en la zona de frontera. Por el contrario estos autores indican que la diversidad beta o tasa de cambio de las especies tiende a aumentar hacia la zona de frontera.

2. Material y métodos

2.1. Perfiles de variación de la composición florística, diversidad y biomasa a lo largo de los transectos.

Para determinar el perfil de variación de la composición florística a lo largo de los transectos de muestreo en cada localidad, se han utilizado datos de frecuencia de especies en las 24 bandas que contiene cada transecto. Los datos de frecuencia se han obtenido a partir de la presencia de especies en tres cuadrados de 20 x 20 cm en cada banda. Se parte así una matriz de frecuencia de especies por bandas para cada localidad. El primer eje de un análisis de ordenación aplicado a cada matriz, informa sobre la principal tendencia de variación de la composición florística. Considerando las coordenadas de cada una de las observaciones (bandas) en este primer eje de ordenación en ordenadas, con respecto a la posición de la banda en el transecto de muestreo (en abscisas) se obtiene un perfil de variación de la composición florística para cada localidad. Este método ha sido ya utilizado por otros autores en estudios semejantes (Hobbs 1986) aconsejándolo frente a otras medidas de variación de la composición florística basadas en la utilización de índices de similitud (Sorensen 1948; Bray y Curtis 1957), ya que permite conocer la composición de cada muestra en comparación con las demás. Además resulta el método más adecuado para comparar entre diferentes perfiles al ser muy sensible a los posibles cambios de especies de un extremo a otro del transecto (Hobbs 1986). De entre los muchos algoritmos de ordenación existentes se ha optado por el análisis de ordenación MDS (Multidimensional scaling) de tipo métrico (Torgerson 1952; Faith *et al.* 1987). La metodología de esta técnica ha sido ampliamente descrita en numerosos trabajos (Kruskal y Wish 1978; Sibson 1979; Dillon y Goldstein 1984; Dirby y Kempton 1987; entre otros). Esta técnica se basa en una matriz de distancias ecológicas entre las observaciones. Estas dimensiones son proyectadas al azar en un espacio de N dimensiones calculando en cada proyección las distancias euclídeas entre observaciones. Finalmente se elige aquella proyección en la que las diferencias entre las distancias euclídeas y ecológicas sean menores.

Una vez obtenidos los 50 perfiles de variación estos han sido tipificados siguiendo el método que se describe a continuación. Para cada uno de los tipos resultantes se ha calculado un patrón o perfil de variación. Este ha sido obtenido calculando el valor medio de cada banda a partir de las localidades incluidas en ese grupo.

En el caso de la biomasa o la diversidad el método de clasificación es el mismo aunque en estos casos no ha sido necesario realizar análisis previo de ordenación ya que los perfiles de cada localidad se obtienen directamente de la variación del valor de biomasa de leñosas (g/m^2) o de diversidad (índice de Shannon) en las 24 bandas de cada transecto.

2.2. Método para la clasificación de perfiles

La clasificación de perfiles es decir, de un conjunto de observaciones que no son puntuales, sino curvas de variación de una determinada variable requiere un calculo especial de la asociación entre observaciones. El índice desarrollado por (Faith *et al.* 1985, índice de atributos por perfiles) calcula la distancia entre distintos perfiles, teniendo en cuenta que cada uno de ellos incluye un número determinado de clases o puntos.

La distancia ($D_{a,b}$) entre dos perfiles (a y b) con un número N de clases en cada uno viene dada por la expresión:

$$D_{a,b} = DI_{a,b} + Q \times DR_{a,b}$$

siendo $DI_{a,b}$ la distancia global entre cada par de observaciones de una misma clase y $DR_{a,b}$ la distancia entre perfiles considerando las relaciones de orden entre las clases.

$DI_{a,b} = g [\sum_{i=1,N} f(|a_i - b_i|)]$ siendo f y g funciones cuya misión es estandarizar la distancia DI para que varíe entre 0 y 1.

$DR_{a,b} = \sum_{i=1,N} W_i(a_i - b_i)$ siendo $W_i = \sum_{j \neq i} V_{ij} (a_j - b_j)$ donde V_{ij} es una función de ponderación.

Una vez aplicada esta técnica de asociación, la clasificación ha sido realizada utilizando la técnica UPGMA explicada en el apartados anteriores.

3. Perfiles de variación de la composición florística

Utilizando el método de clasificación descrito en el apartado anterior se han identificado cuatro grupos de localidades según la variación de la composición florística a lo largo de los transectos de muestreo (Fig. VI-1). La Fig. VI-2 muestra el perfil medio para cada uno de estos grupos. No todos son igualmente frecuentes en el área de estudio. El perfil 3 incluye casi la mitad de las observaciones (48%) mientras que el resto de localidades aparecen más o menos repartidas en los tres tipos restantes.

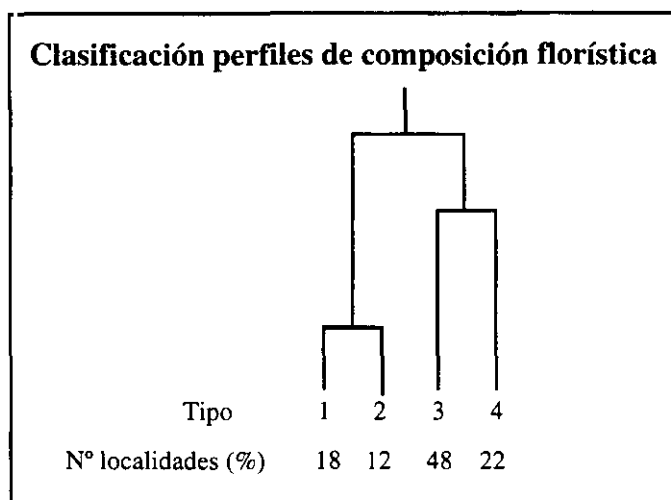


Fig. VI-1. Dendrograma de clasificación de los 50 perfiles de variación de la composición florística.

El perfil número 1 (Fig. VI-2) representa una situación claramente de ecotono con un importante cambio en la composición florística entre las bandas 10 y 11. Dicho salto está indicando un desplazamiento de unos 6 m hacia el monte de la frontera florística con respecto a la fisionómica. Incluye localidades muy variadas en cuanto al tipo de comunidad que forma el monte y el pastizal (Fig. VI-3)

En el tipo 2 hay un cambio importante de la composición florística entre las bandas 12 y 13 coincidiendo con el cambio fisionómico, sin embargo puede identificarse también una zona de transición gradual entre el monte y el pastizal (situación de ecoclina). Dominan las fronteras formadas por montes de jaral (I, J, M, Fig. VI-3), y pastizales húmedos (tipo D).

El grupo más numeroso (grupo 3) presenta un perfil medio en el que es posible distinguir claramente tres partes más o menos iguales: una zona más o menos homogénea que incluye el primer tercio del transecto; el último tercio de este con una composición florística en general también bastante homogénea correspondiente al sector de pastizal, y un área de transición que conecta las dos zonas anteriores mediante un gradiente. Se ha encontrado este perfil tanto en fronteras de cantuesar, como en jarales, retamares o incluso brezales en contacto con pastizales pertenecientes prácticamente a cualquiera de las comunidades definidas en el área de estudio (ver Fig. VI-3).

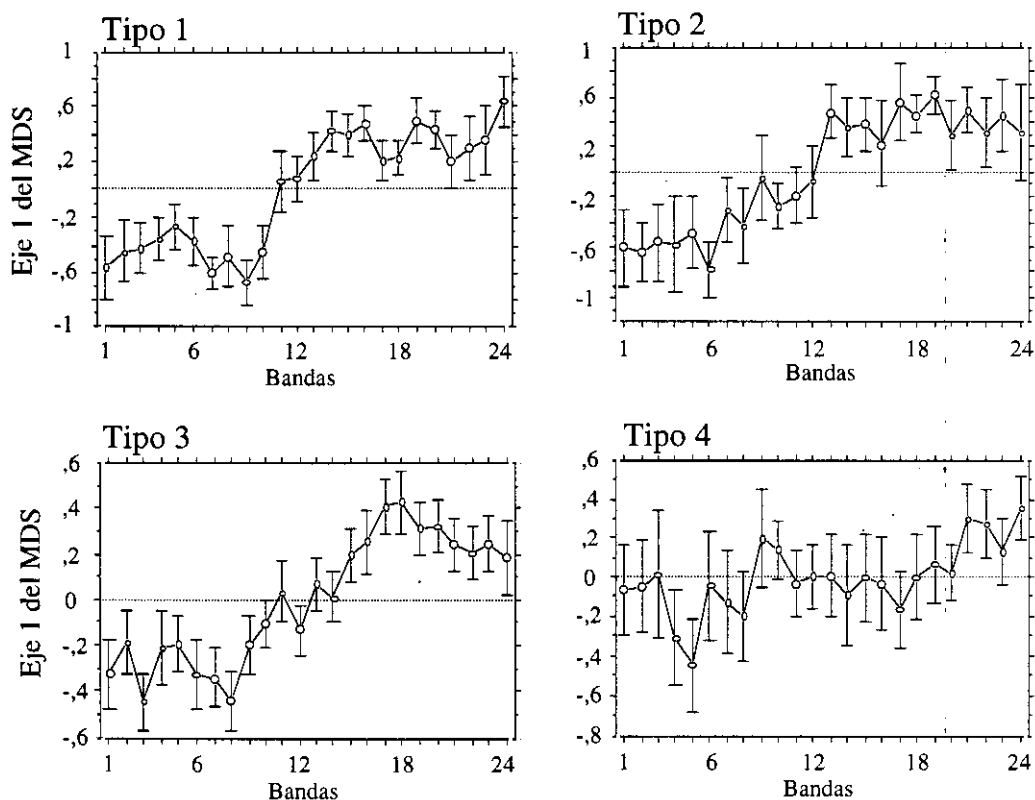


Fig. VI-2. Perfil medio de variación de la composición florística obtenido para cada uno de los tipos obtenidos según el análisis de clasificación. Se indica el error estandar en cada banda.

Por último el perfil de tipo 4, con un 22% de las localidades, incluye todas aquellas fronteras en las que no es posible definir un gradiente de variación de la composición florística. Son localidades muy heterogéneas en las que la composición de una banda difiere mucho de la banda contigua. Las diferencias existentes entre monte y pastizal no son mayores a las observadas internamente en cada uno de los dos subsistemas en contacto, no permitiendo una clara delimitación de una línea de frontera. No es posible asociar una determinada comunidad de monte o pastizal a la existencia de este patrón de variación (ver Fig. VI-3).

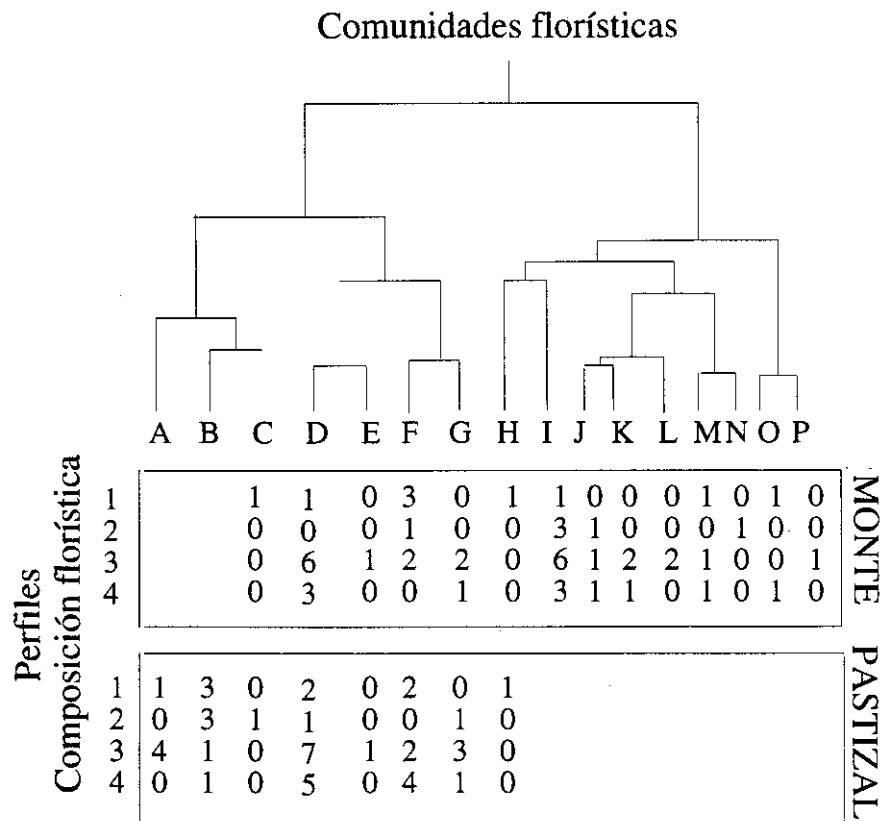


Fig. VI-3. Comunidades florísticas pertenecientes a cada uno de los perfiles de variación de la composición florística.

La tipificación de los perfiles de variación de la composición florística en las zonas de frontera ha preocupado a los ecólogos desde hace tiempo. La frontera es identificada por un cambio brusco en la composición florística a lo largo del transecto (Greig Smith 1957). Según Van Leeuwen (1966) las fronteras abruptas (ecotonos o limens convergens) se asocian con condiciones ambientales inestables y con valores bajos de riqueza de especies. Por el contrario las zonas de transición gradual (ecoclina o limes divergens) tienen en general mayor diversidad y un patrón de grano fino que indica la existencia de unas condiciones ambientales estables. (Maarel 1976) indica que estas dos situaciones son los extremos de un continuo que resumen en 5 hipotéticos perfiles (Fig. VI-4). Los dos primeros son situaciones de ecotono en las que la frontera separa dos unidades homogéneas internamente. El primero de ellos "ecotono estrecho o limens convergens estrecho" representa un cambio drástico y rápido en el espacio, mantenido por la presión de herbívoros u otros factores de

origen antrópico. El segundo caso "ecotono amplio o limens convergens amplio" presenta un cambio brusco, pero también una pequeña zona de variación. Van deer Maarel lo interpreta como una zona donde las condiciones ambientales en la frontera fluctúan de manera que pocas especies de las zonas adyacentes son capaces de establecerse. Los casos restantes son situaciones de ecoclina con una heterogeneidad ambiental que cambia gradualmente. El tipo C (ecotono-ecoclina) todavía muestra un abrupto cambio entre las dos unidades de vegetación indicando una cierta inestabilidad en los factores ambientales. El tipo D de ecoclina inestable o "limens divergens inestable" tiene un menor contraste entre las dos zonas, la heterogeneidad del gradiente ambiental es contrarrestada por la fluctuación ambiental dentro de la zona de frontera. No es este el caso del tipo E en el que existe un ambiente estable en el que el gradiente es continuo, asociado probablemente al movimiento de materiales (suelo, materia orgánica) en un gradiente topográfico.

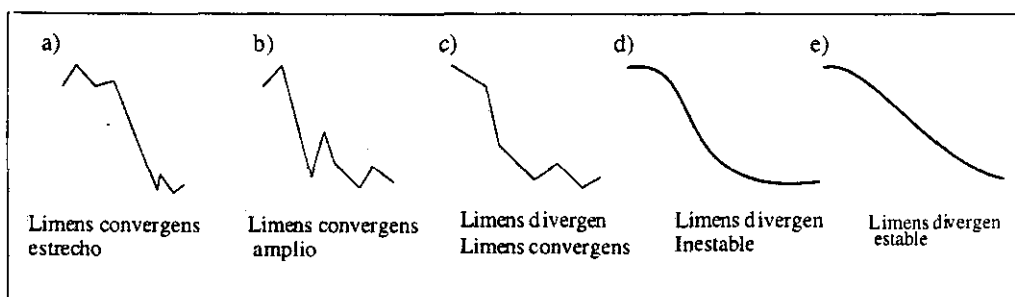


Fig. VI-4. Perfiles hipotéticos de variación de la composición florística propuestos por Maarel.

Hobbs (1986) obtiene 5 perfiles basados en datos empíricos analizando contactos entre monte y pastizal en el sur de California. Los tipos obtenidos son equivalentes a los postulados por Van der Maarel. Sus resultados muestran que un cambio abrupto en la fisionomía entre monte y pastizal no tiene que coincidir siempre con un cambio en la composición florística.

Los tipos aquí obtenidos en fronteras monte-pastizal se corresponden en general con los observados por estos autores. Los 4 perfiles sintetizan un

continuo de situaciones en la transición monte-pastizal. Desde una situación de ecotono en la que los dos subsistemas están perfectamente diferenciados (perfil 1) equivalente a la situación A (ecotono estrecho) de Maarel, al extremo opuesto en el que la heterogeneidad espacial de la composición florística no permite diferenciar en que punto acaba el monte y comienza el pastizal (perfil 4). En medio de estas dos situaciones extremas puede considerarse una de ecoclina (perfil 3) en la que los dos subsistemas están unidos mediante una zona de transición. En esta ecoclina, la zona de transición está centrada en la línea de separación monte-pastizal definida fisionómicamente (localizada entre las bandas 12 y 13), presentando una composición florística intermedia entre la del monte y la del pastizal. La existencia de una frontera fisionómica no implica en este caso un fuerte cambio de la composición florística, coincidiendo con los resultados de Hobbs (1986). Según Van Leeuwen es una zona de transición con un patrón de grano fino que indicaría la existencia de unas condiciones ambientales estables.

El perfil 2 es un etapa intermedia entre la situación de ecotono y ecoclina equivalente a la situación de C (ecotono-ecoclina) descrita por Maarel.

Ninguno de los tipos propuestos por otros autores incluyen lógicamente nada equivalente al perfil que hemos definido como tipo 4, ya que desde el punto de vista florístico no se identifica la existencia de una frontera entre el monte y el pastizal. Se trata de un caso en el que la frontera es únicamente fisionómica indicando de nuevo que el cambio florístico y fisionómico no tienen porque ser coincidentes. Puede interpretarse como un caso extremo del denominado "limens divergens estable" (tipo D de Maarel) en el que hay un gradiente continuo a lo largo de toda la frontera, las pequeñas diferencias entre una banda y otra deben ser debidas a factores que actúan a escalas de menor detalle. Margalef (1974) considera este tipo como fronteras simétricas en las que la complicación de la estructura desde el punto de vista florístico es similar a ambos lados de la divisoria y la heterogeneidad interna en monte y pastizal es mayor que la existente entre ellos.

Se ha analizado la tensión florística (índice de similitud de Jaccard) y de biomasa existente entre monte y pastizal para las localidades que forman cada uno de estos grupos o perfiles de variación, no encontrándose diferencias

significativas entre ellos. La forma en la que se realiza la transición entre los dos subsistemas, ya sea brusca o gradual, no implica relación con la tensión florística que, en valor absoluto existe entre ellos. Además en la definición de los perfiles florísticos tiene un gran peso los cambios en la frecuencia de las especies, mientras que la tensión se basa en diferencias en cuanto a la presencia de estas. De igual manera se comprueba la falta de asociación entre estos perfiles y la tensión en cuanto a diferencias de biomasa entre los subsistemas (Fig. VI-5)

De hecho, al comparar estos perfiles florísticos con la tipología de fronteras obtenida en el apartado V.5 se observa la falta de coincidencia entre ambas tipificaciones (Fig. VI-5). Las localidades en las que monte y pastizal se distinguían únicamente por su fisionomía (tipo 1) varían mucho en cuanto al perfil de variación de la composición florística. Igual sucede con las localidades con frontera florística, ya sea esta coincidente con la fisionómica o no. Como se vio en el apartado V.5 estos tres tipos de fronteras mostraban distintas situaciones de tensión florística y de biomasa entre los subsistemas. Es cierto que estos tres tipos de fronteras fueron obtenidos con una escala de análisis de menor detalle, pero la total falta de coocurrencia entre ambas tipificaciones puede apuntar que los procesos que regulan la intensidad de la tensión entre dos subsistemas son distintos a los implicados en la forma en la que esta tensión se reparte a lo largo de la frontera.

Por otro lado se ha analizado la relación existente entre estos 4 perfiles y el tipo climático al que pertenecen, el uso de herbívoros, o las características edáficas no encontrándose diferencias significativas entre ellos.

Las variables que contribuyen a diferenciar los 4 modelos o perfiles están relacionadas fundamentalmente con los valores de diversidad obtenidos a nivel de toda la localidad o en la zona de pastizal. La variabilidad en la diversidad de los montes es tan elevada que no permite establecer diferencias entre los perfiles (Fig. VI-5). Las situaciones de ecoclina son las que tienen en general mayor diversidad (perfil 3), coincidiendo con lo postulado por Van Leeuwen (1966), al considerarlas situaciones de gran estabilidad. Las localidades con una gran fluctuación florística en las que no hay un patrón claro de variación (perfil 4) de esta tienen valores de diversidad significativamente inferiores. Los ecotonos

(perfil 1) o situaciones intermedias ecotono-ecoclina (perfil 2) tienen valores de diversidad intermedios.

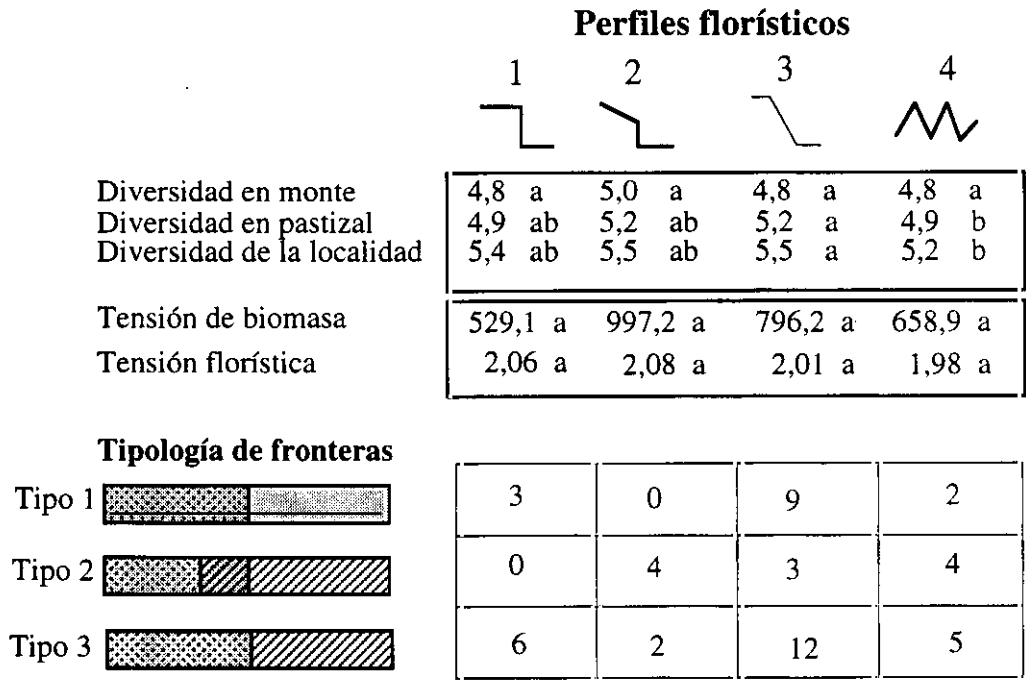


Fig. VI-5. Valores medios de diversidad, tensión florística y de biomasa en los sectores de monte y pastizal para cada uno de los perfiles tipo de variación de la composición florística definidos. Las letras indican la existencia de diferencias significativas entre los tipos (test LSD). La parte inferior es una tabla de contingencia entre los distintos perfiles y la tipología de fronteras obtenida en el apartado V.5

Estos resultados parecen indicar que las ecoclinas, consideradas en general como situaciones de gran estabilidad favorecen el mantenimiento de altos valores de diversidad. Determinar los mecanismos que conducen a una situación de ecoclina o a un alejamiento de esta requiere de un análisis más en profundidad. Las escalas a las que se han analizado factores como las características edáficas, la presión de herbívoros la biomasa de leñosas etc, no resultan ser adecuadas para explicar estos patrones de variación florística. Otras escalas de análisis de estos factores, otras variables como el microrelieve, la microtopografía, la

influencia antrópica, o una combinación de todos ellos probablemente puedan explicar las causas que generan los perfiles encontrados.

4. Perfiles de variación de la biomasa leñosa.

La Fig. VI-6 muestra el dendrograma resultante de la clasificación de las curvas de variación de los valores medios de biomasa en g/m^2 a lo largo de las 24 bandas de que consta cada transecto de muestreo. El nivel de corte que se ha considerado más adecuado permite diferenciar 7 grupos. Tres de ellos están formados por una sola observación por lo que han sido considerados como excepciones que se describirán posteriormente, pero no son representativos de un modelo o patrón de variación de la biomasa en los transectos muestreados. De este modo únicamente se consideran 4 patrones principales. El número de localidades que pertenecen a estos tipos es muy desigual. El grupo 3 incluye más de la mitad de las localidades (54%). Le sigue en orden de frecuencia el grupo 2 con un 24% de las localidades. El 16% restante se reparte a partes iguales entre los grupos 4 y 5.

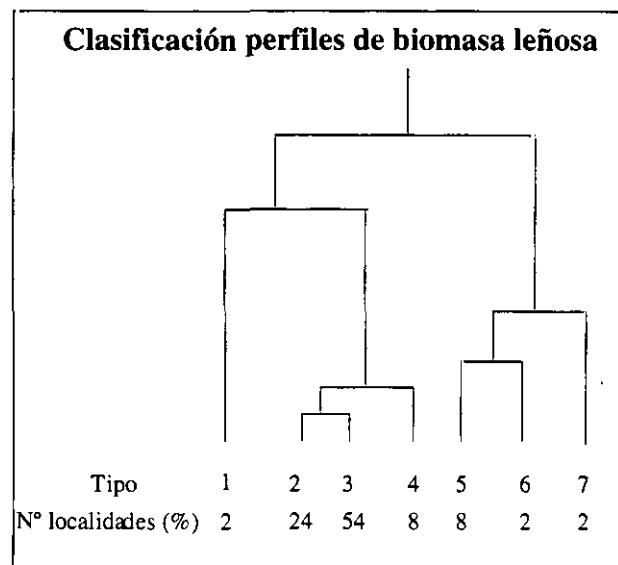


Fig. VI-6. Dendrograma resultante de la clasificación de 50 perfiles obtenidos en base a la variación de la biomasa de leñosas a lo largo de los transectos de muestreo definidos en las zonas de frontera.

En la Fig. VI-7 pueden verse los perfiles de variación de las 3 fronteras que hemos considerado como casos excepcionales. Se trata de las localidades 2, 32 y 41. El primer caso es una localidad con un monte de tipo cantuesar que presenta la peculiaridad de tener dos bandas en la parte final del pastizal con valores relativamente altos de biomasa de leñosas. El segundo caso es un jaral de *Cistus laurifolius* con unos valores de biomasa en la mitad superior del monte (primeros 20 m) muy altos (valores medios de biomasa por m² entre 3 y 5 Kg.), teniendo el resto del monte valores especialmente bajos dado el tipo de comunidad. Por último, la localidad 41 es un jaral con una zona de monte muy heterogénea en cuanto a la distribución de la biomasa.

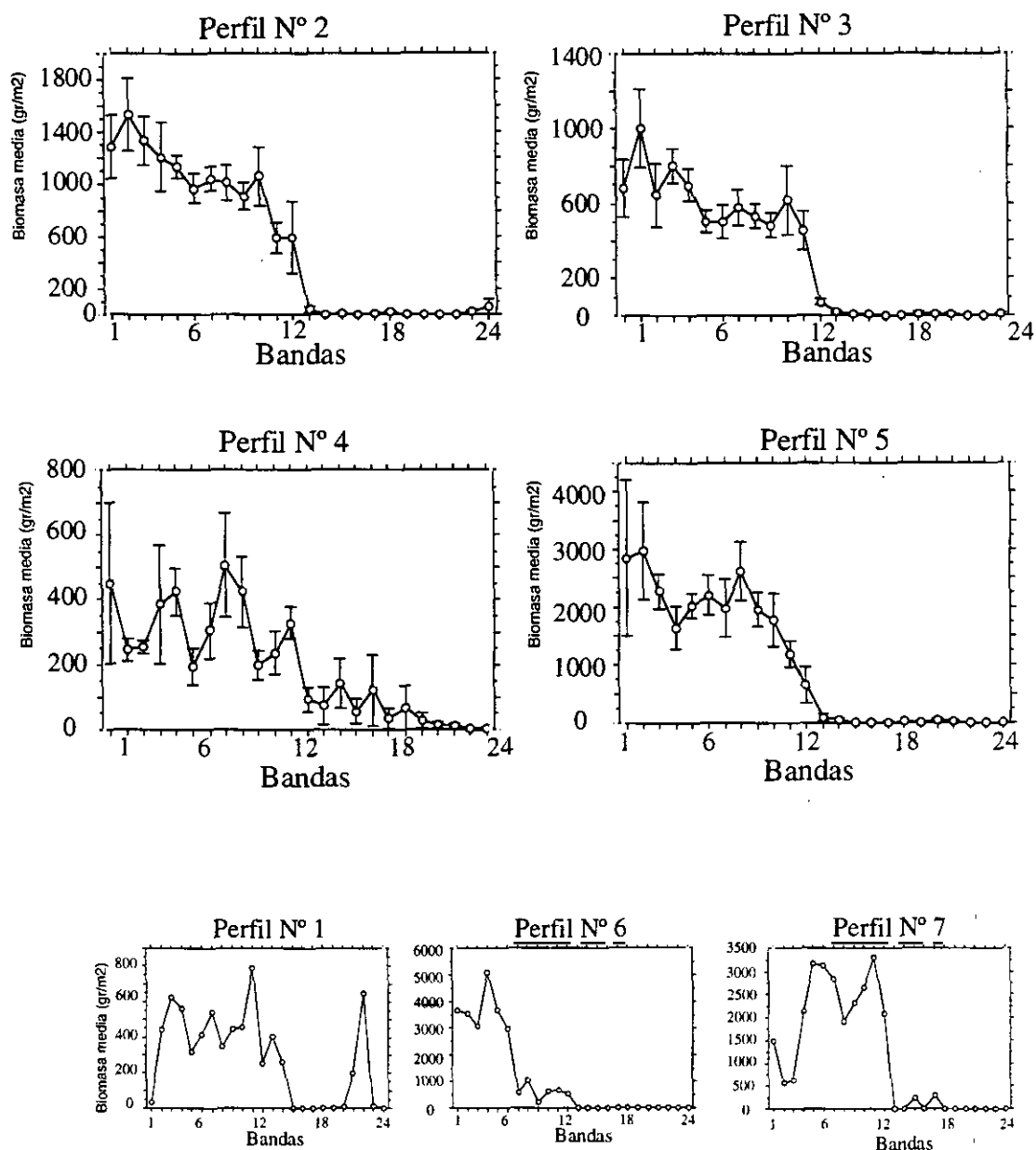


Fig. VI-7. Perfiles de variación de la biomasa leñosa. Las 4 primeras graficas corresponden a los tipos más representativos en el área de estudio. En ellos se indica el error estándar en cada una de las bandas. Las tres últimas figuras corresponden a los tres grupos formados por una sola observación.

Los perfiles de biomasa 2 y 3 que como puede verse en el dendrograma correspondiente (Fig. VI-6) son los primeros en unirse, presentan un patrón de variación muy semejante. Se trata de las dos situaciones más frecuentes en el área, al incluir entre las dos el 78% de las localidades. En ambos se observa que la mayor discontinuidad en el valor de biomasa se localiza entre las bandas 12 y 13 coincidiendo con la línea de frontera definida fisionómicamente. En ambos tipos se observa también un gradiente en la variación de la biomasa del monte de manera que esta disminuye hacia la zona de frontera. En el caso número 2 el gradiente es muy marcado y el rango de valores de biomasa es muy amplio (de 400 a 1800 g/m²), teniendo un valor medio en el monte de 1054,67 g/m². En el 3 los valores oscilan de 400 a 1200 siendo la media significativamente inferior (423,9 g/m²). En el perfil 2 dominan claramente las localidades con un monte de jaras o brezos (I, J, K etc Fig. VI-8) en contacto con pastizales tanto húmedos (B) como xerofíticos (C, D, G). En las localidades incluidas en el perfil 3 son frecuentes tanto los montes de tipo cantuesar (D, F, etc) como los jarales (I, M, etc), aunque predominan los primeros. En cuanto a los pastizales, prácticamente es posible encontrar cualquiera de las comunidades definidas (Fig. VI-8). La alta frecuencia de estas situaciones con un salto brusco de los valores de biomasa al comenzar el pastizal resulta lógica ya que esta ha sido considerado uno de los principales criterios para la selección de las fronteras.

El siguiente grupo de localidades que se diferencian en el dendrograma forman el perfil 4 en el que los valores de biomasa leñosa se distribuyen de una forma muy heterogénea a lo largo de las fronteras. Es el único caso en el que se identifica una presencia relativamente significativa de leñosas en el pastizal. Es un caso poco frecuente en el área (8% de las observaciones) en el que los valores de biomasa por banda no superan los 700 g/m². Se trata en general de localidades en las que el monte y el pastizal contiguo pertenecen a una misma comunidad florística pero el monte se diferencia fisionómicamente del pastizal por una mayor cobertura de leñosas principalmente del género *Lavandula*. (Comunidades D, F, G, H, Fig. VI-8). Son interpretables como localidades en la que el monte avanza sobre el pastizal. Aunque la biomasa varía de forma irregular, el patrón general muestra una transición gradual de un extremo a otro de la frontera, que puede identificarse con una situación de ecoclina de grano fino.

Por último, el quinto perfil se caracteriza por presentar un claro gradiente de biomasa desde la parte alta de la ladera hasta la línea de frontera, no observándose un salto mayor entre las bandas 12 y 13 que entre dos bandas cualquiera del monte. De hecho, no hay diferencias significativas entre ellas (test LSD). No puede identificarse una línea de frontera sino una franja de transición definida por las bandas 9 a 12. Unicamente cuatro localidades se incluyen en este grupo, son jarales o brezales (L, N, O Fig. VI-8) acompañados en tres de los casos por pastizales húmedos (A y B) y en el cuarto por un pastizal xerofítico (D).

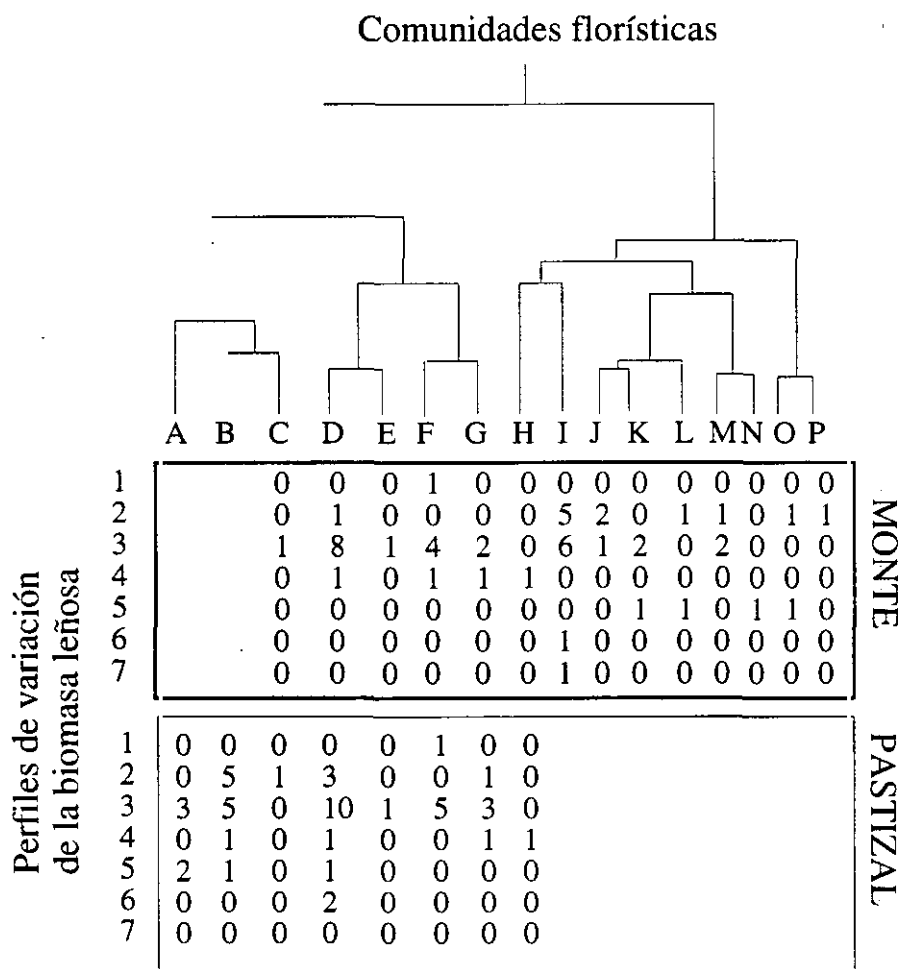


Fig. VI-8. Número de sectores de monte o pastizal pertenecientes a las 16 comunidades florísticas definidas según el perfil de variación de la biomasa leñosa. Se incluye el dendrograma de clasificación que ha dado lugar a las 16 comunidades.

Estos 4 perfiles principales tienen en común la progresiva disminución de la biomasa hacia la zona de frontera. En algunos casos el cambio hacia una zona de pastizal se realiza de forma brusca (perfiles 2 y 3) que puede identificarse con una situación de ecotono. En otros el cambio es más gradual, considerándose situaciones de ecoclina (perfiles 4 y 5).

La intensidad de la tensión, cuantificada como las diferencias de biomasa de leñosas entre el sector de monte y el de pastizal permiten distinguir tres situaciones dentro de los perfiles descritos (Fig. VI-9). Por un lado aquellas de baja tensión (perfiles 3 y 4) en las que la transición de monte a pastizal puede ser de forma brusca (tipo ecotono perfil 3) o de forma irregular (perfil 4). El perfil tipo 2 Con un importante salto en la banda 12 presenta una situación de tensión intermedia y una transición de tipo ecotono. La tercera situación corresponde al perfil 5 con unos valores de biomasa leñosa en el monte extremadamente altos (tensión muy alta) y en los que la transición es mayoritariamente de tipo ecoclina. Estos resultados parecen indicar que los valores de tensión no están relacionados con un patrón determinado de variación de la biomasa o distribución de la tensión. De hecho para tensiones altas o medias es posible encontrar situaciones de cambio brusco (perfil de biomasa 2) o gradual (perfil 5) de la biomasa de leñosas. En el caso de que la tensión termodinámica sea baja, ocurre lo mismo: unas localidades muestran un perfil con un salto brusco entre los dos subsistemas (perfil 3), mientras no otras no evidencian la existencia de una frontera desde el punto de vista de un cambio en la biomasa acumulada (perfil 4). Es decir, la intensidad de la tensión no parece condicionar la distribución de esta a lo largo de la frontera

Por otro lado, los perfiles obtenidos en base a la variación de la biomasa leñosas a lo largo de los transectos han sido comparados con la tipología de fronteras obtenida en el apartado V.5 que consideraba las localidades divididas en tres tipos: localidades con frontera fisionómica (tipo 1), localidades con frontera fisionómica desplazada con respecto a la florística (tipo 2) y localidades con frontera florística y fisionómica coincidentes (tipo 3). En general no hay relación entre ambas tipificaciones. Unicamente las localidades con una

distribución muy irregular de la biomasa (perfil 4) son a la vez situaciones sin frontera florística (tipo 1). Los bajos valores de biomasa y su irregular distribución permiten el desarrollo de un monte y un pastizal con una composición florística equivalente.

Las fronteras con tensión media o alta en términos de biomasa (perfiles 2, 5) coinciden con las localidades en las que existe un cambio en la composición florística entre monte y pastizal, coincidiendo o no con la frontera fisionómica (tipos 2 y 3 Fig. VI-9) y en las que se ha cuantificado una alta tensión florística entre los subsistemas (Fig.). Es decir coinciden situaciones de alta tensión en términos de biomasa y florística aunque la distribución de esta tensión puede ser más (perfil 5) o menos (perfil 2) gradual. Por el contrario los casos en los que la tensión de biomasa y florística es baja (perfiles 3 y 4) pueden coincidir con cualquiera de las tres situaciones de fronteras. Es decir el hecho de que las diferencias en cuanto a biomasa entre los dos sectores no sean elevadas, no condiciona las diferencias en cuanto a la composición florística.

La diversidad que puede alcanzar la localidad o los sectores de monte y pastizal tampoco son en general dependientes de la distribución de la biomasa. Sólo en el caso de las localidades con un perfil de tipo 3 ó 4 se obtiene una mayor diversidad en el monte en comparación al resto de localidades. Este hecho está más asociado a la baja biomasa acumulada en el monte y la también baja tensión florística que a la forma particular de distribución de la biomasa, ya que los perfiles 3 y 4 son muy diferentes a este respecto.

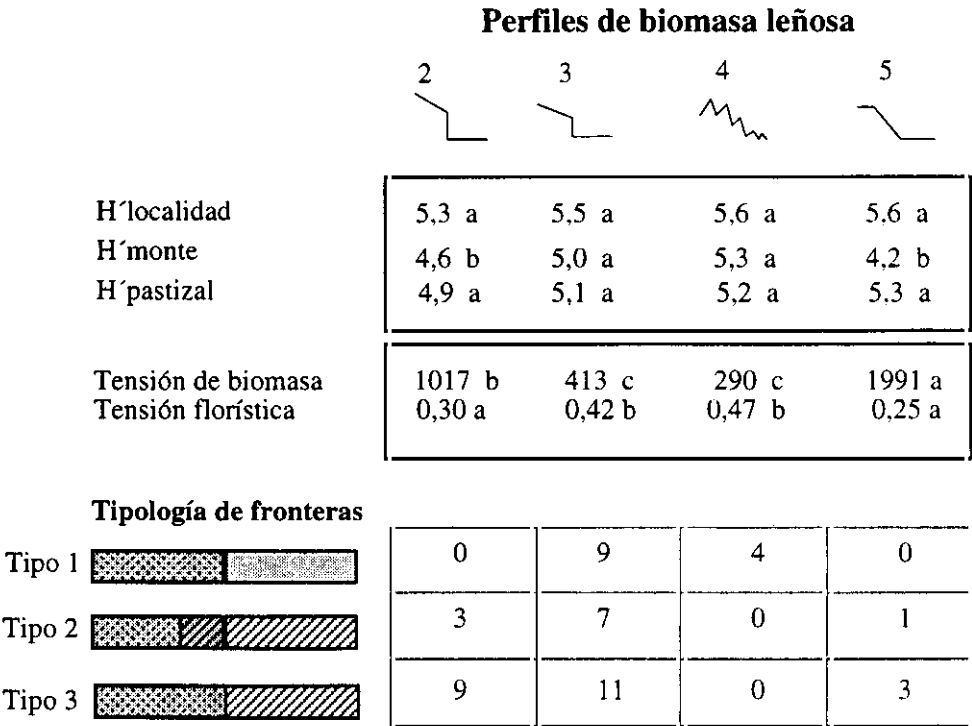


Fig. VI-9. Valores medios de diversidad, tensión florística y de biomasa en los sectores de monte y pastizal para cada uno de los perfiles tipo de variación de la biomasa leñosa. Las letras indican la existencia de diferencias significativas entre los tipos (test LSD). La parte inferior es una tabla de contingencia entre los perfiles y la tipología de fronteras obtenida en el capítulo V.5

5. Perfiles de variación de la diversidad

Las 50 localidades de estudio pueden agruparse en 6 tipo en función de la variación de diversidad a lo largo de los transectos de muestreo (Fig. VI-10). Las características de cada uno de ellos son las siguientes:

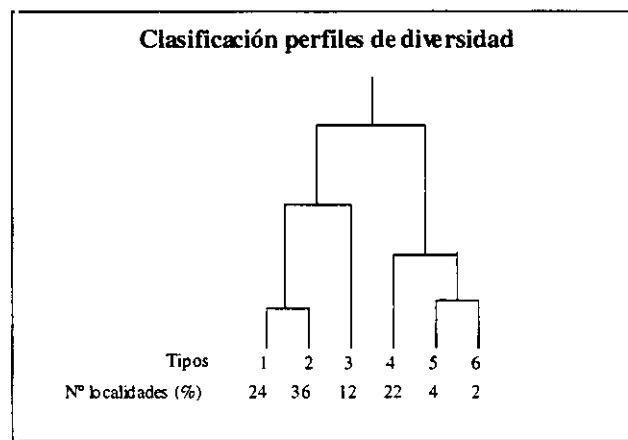


Fig. VI-10. Dendrograma resultante de la clasificación de 50 perfiles de variación de la diversidad en los transectos correspondientes. Se indica el porcentaje de localidades incluidas en cada grupo.

Tipo 1: Localidades en las que la diversidad experimenta un aumento hacia la zona de transición entre monte y pastizal. El valor máximo de diversidad se alcanza precisamente en la banda nº 12 donde se sitúa la línea de separación fisionómica entre monte y pastizal. Este patrón de variación es relativamente frecuente en el área de estudio, al incluir un 24% de las localidades analizadas (Fig. VI-11). Este grupo incluye localidades indiferentes en cuanto al tipo de pastizal (Fig. VI-12). Se observa una cierta dominancia de las zonas de monte de tipo cantuesar (comunidades D, F, G) aunque también aparecen algunos jarales o comunidades mixtas en general poco densos (tipos I, J, K).

Tipo 2. Se trata del grupo más numeroso al incluir el 34% de las observaciones. Los valores de diversidad del monte son significativamente inferiores a los del pastizal (Fig. VI-13). Se observa un cambio brusco entre las bandas 12 y 13 coincidiendo con la línea de separación fisionómica entre monte y

pastizal. En las bandas de monte más cercanas al pastizal (bandas 10, 11 y 12) puede apreciarse un pequeño aumento de los valores de diversidad. En cuanto al tipo de comunidad florística, se observa una mayor frecuencia de las comunidades de monte de tipo jaral (I, J, L, M), aunque también aparecen pero con frecuencia más reducida los cantuesares (D, E, F, G). Con respecto a los pastizales es posible encontrar prácticamente cualquier tipo (Fig. VI-12).

Tipo 3. La diversidad varía de un extremo a otro del transecto de una forma irregular. No puede definirse un patrón claro de variación, de hecho, como puede verse en la Fig. VI-11 el error estándar de cada banda es muy alto, no pudiendo establecerse diferencias significativas entre ellas. Sin embargo es posible apreciar un cierto aumento de los valores de diversidad hacia la zona de transición, alcanzándose los valores máximos en la banda nº 13. Puede asimilarse en cierta medida a las localidades incluidas en el perfil de tipo 1 aunque en este caso el efecto borde, de aumento de la diversidad en la zona de transición sigue un patrón de grano fino, a diferencia del tipo 1 en la que el patrón es de grano grueso. Se trata de localidades en las que debido a la alta variabilidad dentro de la frontera, no hay diferencias significativas entre los valores de diversidad de monte y pastizal. Dominan las comunidades de cantuesar (tipo D) sin una clara especificidad en cuanto al tipo de pastizal. La frecuencia de este patrón de variación en el territorio no es muy alta (14%).

Tipo 4. La diversidad aumenta gradualmente de monte a pastizal. Se establece un gradiente de diversidad en el transecto de muestreo de la zona más alta de la ladera donde domina el matorral con valores más bajos de diversidad, a la zona inferior de pastizal donde se dan los valores más altos. La frecuencia de este tipo es bastante alta en el territorio (22%). Claramente son dominantes las fronteras de jaral, aunque dentro de estos pueden ser muy variables (tipos H, I, J, etc). Como en los casos anteriores no se observa preferencia por un tipo determinado de pastizal.

Tipo 5. Se trata de un caso excepcional formado por sólo dos localidades con jaral en la zona de monte (tipos I, P, Fig. VI-12). Estas tienen en común un pastizal relativamente homogéneo en cuanto a los valores de diversidad, con valores bastantes altos, en contacto con un monte en el que la diversidad varía

mucho de una banda a otra, no observándose ningún patrón claro. No se considera un tipo representativo dentro del área de estudio.

Tipo 6. Sólo incluye una localidad muy excepcional al tener un pastizal que presenta en todas sus bandas valores de diversidad muy semejantes y muy altos. El paso de pastizal a monte ocasiona una pérdida muy brusca de diversidad teniendo la zona de monte donde dominan los brezos (comunidad O, Fig. VI-12) valores mucho más bajos.

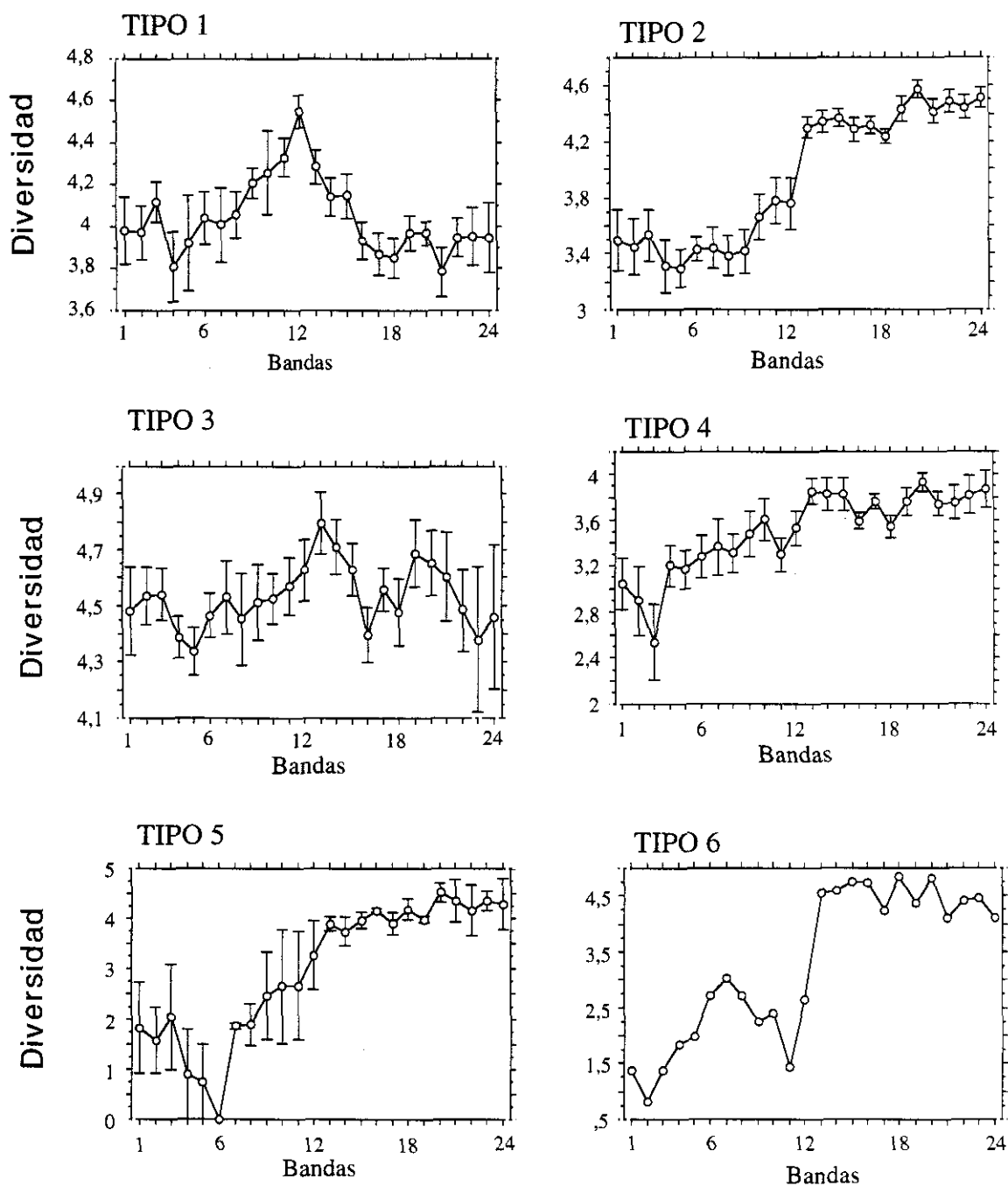


Fig. VI-11. Perfiles medios de variación de la diversidad a lo largo de los transectos de muestreo. Las bandas 1 a 12 corresponden con el sector de monte, de la 12 a la 24 pertenecen al pastizal. Las barras verticales indican el error estándar. El tipo 6 al estar formado por una sola localidad no tiene errores estándar.

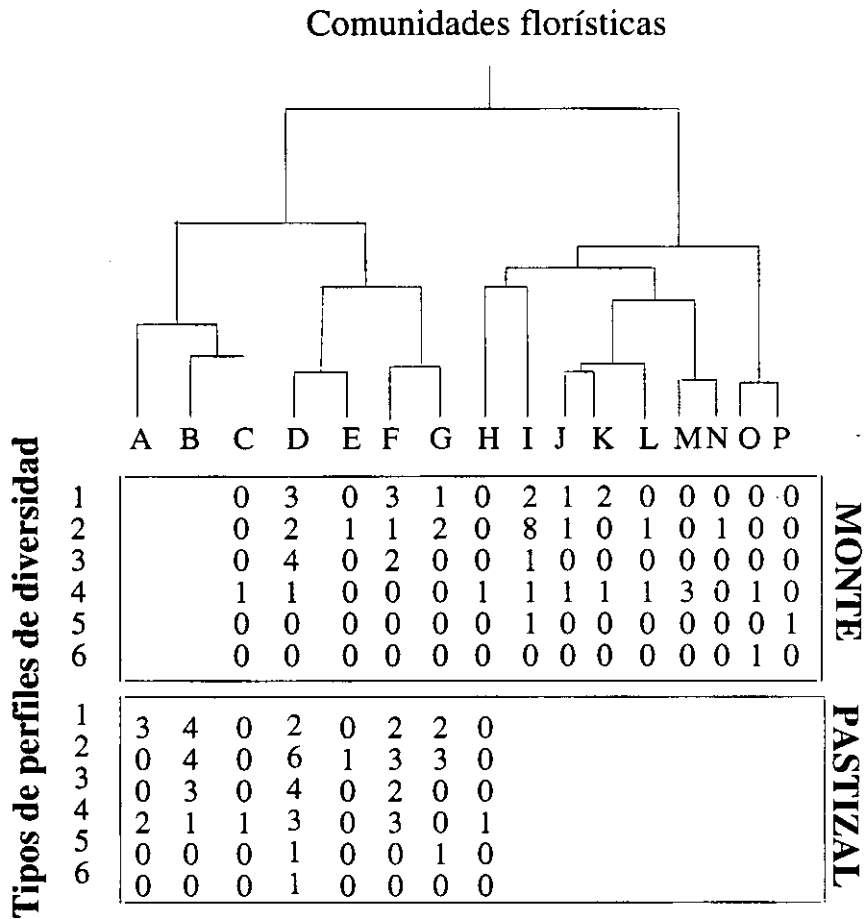


Fig. VI-12. Tabla de contingencia entre los perfiles de variación de la diversidad y la composición florística de los sectores de monte y pastizal.

Se ha analizado la relación de los periles más representados en el área de estudio con la caracterización climática de las localidades, sus características edáficas o el uso de herbívoros no encontrándose ninguna asociación digna de ser mencionada. La tensión florística de las localidades (índice de Jaccard) o la tensión en cuanto a diferencias de biomasa de leñosas entre los subsistemas de monte y pastizal es también muy variable dentro de cada uno de los tipos de localidades obtenidos, indicando que la tensión en valor absoluto no está relacionada en general con la distribución de la diversidad en las fronteras. Unicamente es destacable que las localidades con una distribución muy heterogénea de la diversidad (perfil 3) soportan una menor tensión de biomasa pero mayor en cuanto a composición florística.

Los valores de diversidad referida al conjunto de la localidad son muy variables dentro de cada uno de los tipos definidos lo que hace difícil establecer claras diferencias significativas entre ellos (ver Fig. VI-13). A pesar de ello, considerando las situaciones más extremas es posible obtener algunas conclusiones. Así por ejemplo es importante considerar que las localidades en las que la diversidad se reparte siguiendo un patrón irregular a lo largo de la frontera (perfil 3) son las que mantienen valores más altos de diversidad tanto para el conjunto de la localidad como para los sectores de monte y pastizal. Por el contrario las localidades del tipo 4 tienen valores significativamente inferiores. En ellas la diversidad varía gradualmente de un extremo a otro del transecto. Las situaciones de ecotono (tipo 2) tienen valores de diversidad en el monte o el pastizal que no se diferencian significativamente de los observados en las localidades de ecoclina (tipo 4) aunque en conjunto la localidad es significativamente más diversa. Las fronteras con un claro efecto borde (perfil 1) sólo se diferencian significativamente de las situaciones de ecoclina (tipo 4) que como se vio anteriormente son las que presentan valores más bajos de diversidad. Las localidades de los perfiles 5 y 6 únicamente pueden caracterizarse por los bajos valores de diversidad obtenidos en el monte.

La variación de los valores de diversidad en las zonas de contacto entre distintas unidades del territorio es un hecho reconocido. Ya Leopold en 1933 habla del aumento de la diversidad en las zonas de frontera por la presencia de especies de los dos subsistemas en contacto más otras especialistas de zonas de transición (efecto borde). Sin embargo, el aumento de la diversidad en las fronteras es una posibilidad, pero no la única. Hansen (1988b) propone la existencia de tres situaciones: i) fronteras con diversidad mayor que las zonas adyacentes consecuencia del efecto borde, ii) fronteras con valores intermedios producidos por el contacto entre un subsistema muy rico y otro muy pobre y iii) fronteras con diversidad menor que las zonas adyacentes cuando el ecotono está sujeto a fluctuaciones en los niveles de recursos, está sometido a perturbaciones o es demasiado estrecho para proporcionar un hábitat a especialistas de frontera (van der Maarel 1976).

Centrándonos en los 4 primeros tipos obtenidos y eliminando los tipos 5 y 6 por su carácter excepcional en el área de estudio, los resultados obtenidos se

ajustan en parte a los tipos propuestos por Hansen. El efecto borde en el sentido de Leopold es evidente en las localidades de tipo 1 y puede intuirse en el tipo 3. El perfil 4 podría interpretarse como localidades en las que la diversidad en la zona de frontera es intermedia por el contacto entre un subsistema muy rico y otro muy pobre. En el tipo 2 se pueden distinguir 4 escalones, observándose un salto brusco (situación de ecotono) entre las bandas 12 y 13, coincidiendo con un cambio fisionómico monte-pastizal. Los dos subsistemas tienen valores muy distintos. De hecho es el único caso en el que se observan diferencias significativas entre monte y pastizal.

No se han encontrado situaciones como las propuestas por Hansen en las que la diversidad en la frontera sea menor que la de las zonas adyacentes.

Comparando en último lugar con la tipología de fronteras según la disposición del cambio florístico y fisionómico no se aprecia tampoco ninguna asociación (Fig. VI-13)

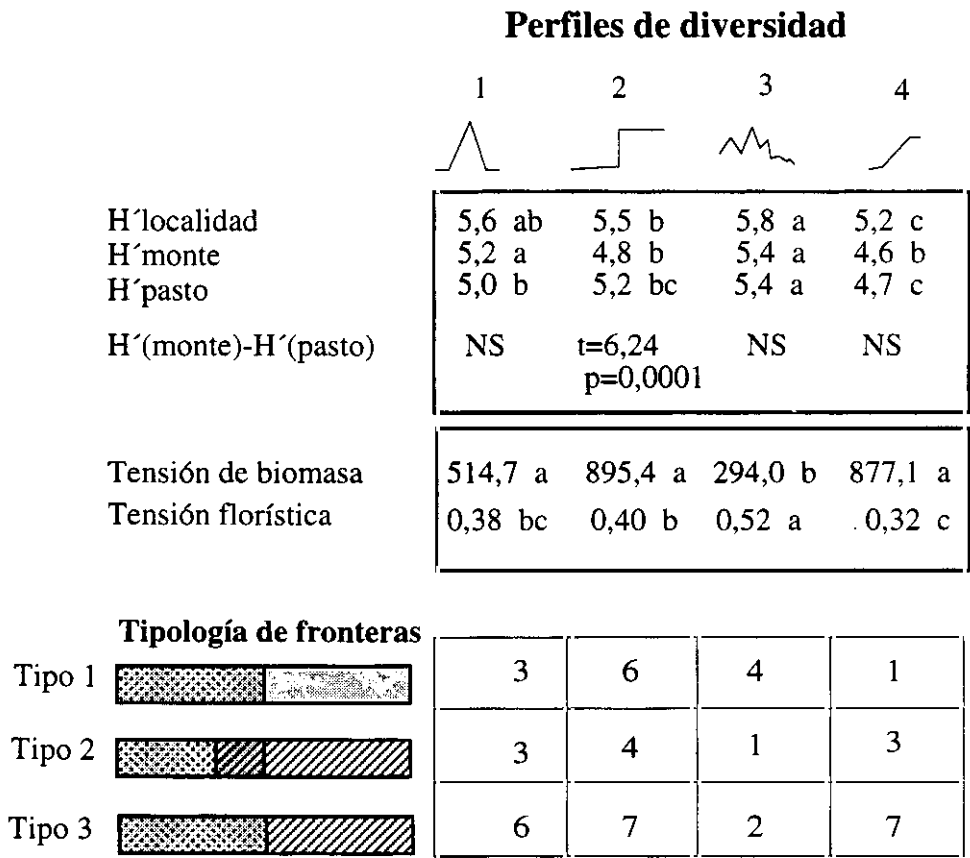


Fig. VI-13. Valores medios de diversidad, tensión florística y de biomasa en los sectores de monte y pastizal para cada uno de los perfiles tipo de variación de la diversidad definidos. Las letras indican la existencia de diferencias significativas entre los tipos (test LSD). La parte inferior es una tabla de contingencia entre los perfiles y la tipología de fronteras obtenida en el capítulo V.5.

















6. Relación entre composición florística, biomasa y diversidad según su distribución a lo largo de las fronteras.

La Fig. VI-14 presenta las matrices de transición en la que se pueden ver las coincidencias en número de localidades, entre los principales perfiles florísticos, de diversidad y biomasa descritos anteriormente. Como puede verse no es posible identificar pares de perfiles con una frecuencia significativamente importante con respecto al total de localidades.

















Comparando los perfiles florísticos con los de diversidad (Fig. VI-14a) se observa como las distintas formas en la que varía la composición florística en las localidades son independientes o no están asociadas a un determinado patrón de variación de la diversidad, ya que prácticamente todos los pares de combinaciones son posibles. Las localidades florísticamente definidas como ecotonos (perfil 1) presentan en algunos casos una distribución de la diversidad con un claro aumento en la zona de frontera, pero en otros se produce una variación gradual de la diversidad desde el monte, con valores muy bajos, hasta el pastizal donde estos son superiores. Cuando la composición florística presenta un patrón intermedio entre un ecotono y una ecoclina (perfil 2), la diversidad puede estar, igual que en el caso anterior, distribuida de muchas maneras. Los casos en los que la composición florística varía gradualmente (ecoclina, perfil 3) son los más frecuentes en el área de estudio (44% de las observaciones). En ellos, aunque también es posible encontrar cualquier patrón de variación de la diversidad, se observa una mayor frecuencia de localidades en las que la diversidad experimenta un cambio brusco al pasar de un sistema de monte a un pastizal. Un 24% de las localidades muestreadas presentan esta combinación. Son situaciones en las que aunque la composición florística varía gradualmente de un extremo a otro de la frontera, el grado de organización que alcanzan los dos subsistemas en contacto (expresados por los valores de diversidad) es muy diferente, y cambia bruscamente. El cambio gradual de la composición florística es probablemente debido a la sustitución de unas especies por otras y a la variación en la frecuencia de estas. La organización que pueden alcanzar los sistemas (diversidad) es independiente de las especies implicadas. La presión diferencial que los herbívoros ejercen sobre ambos sistemas puede ser la responsable de las diferencias en el grado de organización. Tampoco es posible determinar una asociación relativa a la variación de la composición florística y la diversidad para las localidades que forman el perfil florístico número 4.

Comparando los perfiles florísticos con los de biomasa (Fig. VI-14b) puede observarse lo siguiente: como se describió en el apartado 2 de este capítulo, la mayoría de las localidades (78%) presentan una variación de la biomasa de leñosas de tipo ecotono, con un salto más o menos fuerte en el contacto con el pastizal (perfiles 2 y 3). La variación de la composición florística en estos casos puede presentar cualquiera de las fromas descritas, aunque lo más frecuente (36% de las observaciones) es que esta varíe gradualmente de un extremo a otro de la frontera (perfil florístico 3). El resto de los casos posibles presentan siempre una frecuencia muy baja, inferior al 14% de las localidades.

a)

		Perfiles florísticos			
		1	2	3	4
Perfiles de diversidad	1				
	2				
	3				
	4				
		3	1	5	3
		0	3	12	3
		1	1	2	2
		4	1	3	3

b)

		Perfiles florísticos			
		1	2	3	4
Perfiles de biomasa leñosa	2				
	3				
	4				
	5				
		1	2	5	4
		4	3	13	7
		2	0	2	0
		1	1	2	0

c)

















		Perfiles de diversidad			
		1	2	3	4
Perfiles de biomasa leñosa	2				
	3				
	4				
	5				
		2	4	0	5
		7	9	6	4
		1	1	1	1
		1	1	0	1

Fig. VI-14. Tablas de contingencia en la que se analiza la relación entre a) forma de variación de la composición florística y la diversidad; b) variación de la composición florística y la biomasa y c) variación de la diversidad y la biomasa.

Comparando en ultimo lugar diversidad y biomasa (Fig. VI-14c) pueden observarse resultados equivalentes. Teniendo en cuenta los casos más frecuentes en el área de estudio en cuanto a variación de la biomasa (ecotonos, perfiles 2 y 3) se observa la alta heterogeneidad de formas de variación de la diversidad, aunque en la mayoría de ellos la diversidad también varia según un patron de tipo ecotono (26% de las localidades perfil de diversidad nº 2). Se trata del único caso con una frecuencia en el territorio relativamente importante en el que dos parámetros presentan una misma forma de variación en las fronteras. Puede interpretarse que los altos valores de biomasa en el monte impiden el desarrollo de un estrato herbáceo, lo que determina bajos valores de diversidad. En el pastizal, la eliminación de las leñosas unido al efecto de la presión de herbívoros pueden ser responsables de la mayor diversidad observada. Se trata de fronteras nítidas en cuanto a diversidad y biomasa en las que cada uno de los dos sistemas implicados se comporta como una unidad independiente. Aún siendo esta situación relativamente frecuente en el área de estudio, existe un número elevado de casos en los que con la misma situación de ecotono respecto a la biomasa, la diversidad aumenta en la zona de transición según un patrón de grano grueso (18% de las localidades, perfil 1) o fino (12%, perfil 3), o bien cambia gradualmente de un extremo a otro (18% perfil 4).

En resumen puede concluirse que existen algunos pares de combinaciones más frecuentes que otros en el área de estudio, aunque sus frecuencias no son suficientemente altas como para establecer generalizaciones.

Las distintas tipificaciones realizadas muestran visiones parciales de la estructura de las fronteras entre monte y pastizal. Los resultados obtenidos indican que en general los perfiles de variación de los parámetros analizados son independientes. Las distintas formas en las que puede distribuirse la diversidad en estas zonas no se asocian con un determinado patrón en cuanto a la variación de la biomasa o la composición florística.

Los factores que afectan o determinan la variación de la composición florística, diversidad y biomasa a lo largo de las fronteras monte-pastizal deben ser distintos o, de no serlo, su efecto sobre la vegetación se expresa de forma diferente según el parámetro considerado.

Comparando simultaneamente los tres conjuntos de perfiles (Fig. VI-15) se sigue observando una alta heterogeneidad de casos posibles. La combinación de perfiles más frecuente incluye únicamente 5 localidades. Se trata de fronteras en las que diversidad y

biomasa presentan un patrón de variación de tipo ecotono, mientras que la composición florística cambia gradualmente.

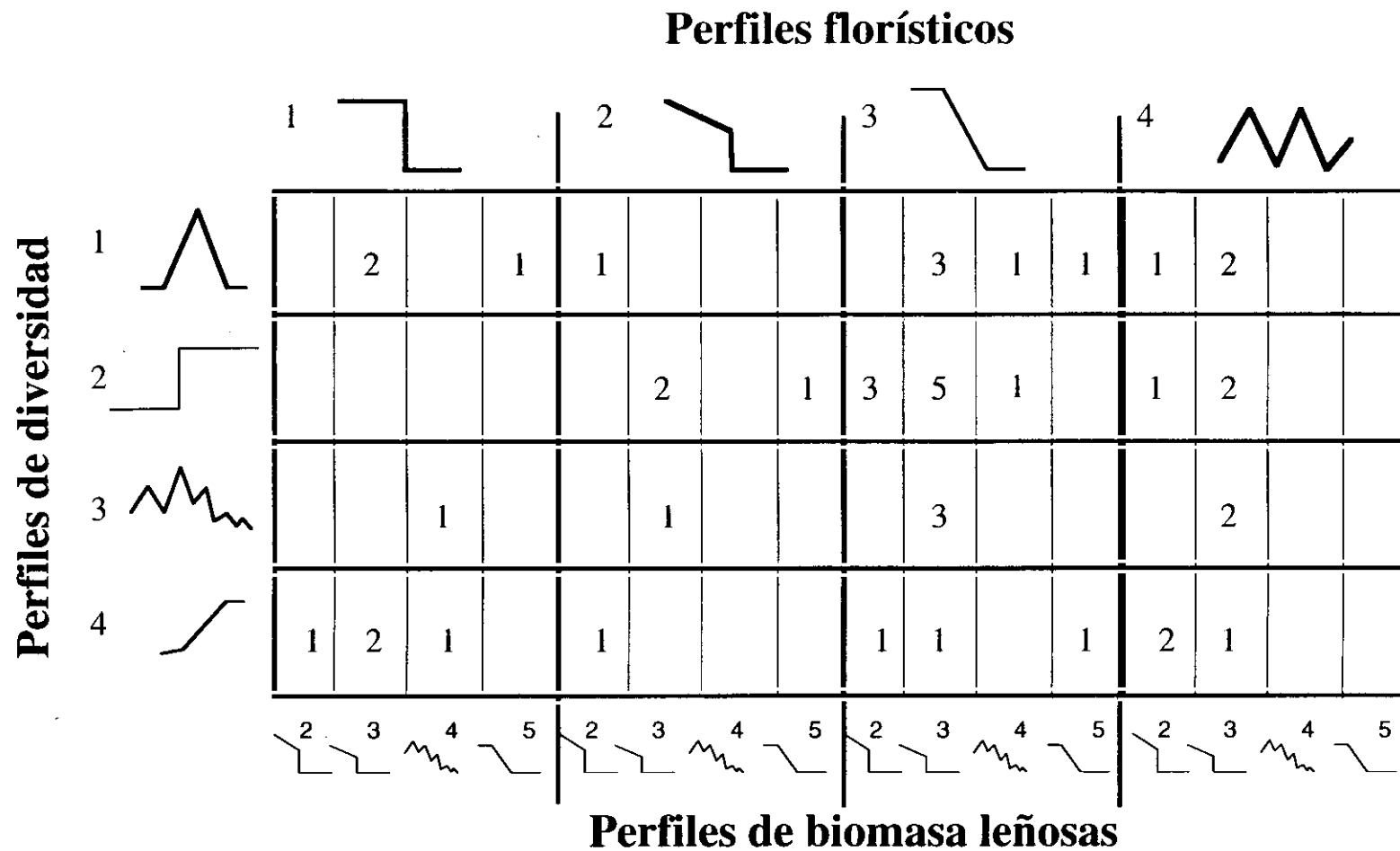


Fig. VI-15. Tabla de triple entrada en la que se indica el número de localidades según el perfil de variación de la composición florística, diversidad y biomasa.

VII. Síntesis e integración general

1. Introducción

En el desarrollo del presente trabajo se ha observado como la diversidad en las zonas de frontera depende de un amplio número de parámetros. Estos no actúan de forma aislada sino que a su vez todos ellos están en mayor o menor medida interconectados.

En el presente capítulo se pretende en primer lugar sintetizar las principales relaciones encontradas entre distintas variables y el efecto de cada una de ellas sobre la diversidad. Dado que ninguno de los parámetros estudiados logra explicar por completo la diversidad en estas zonas, se plantea en segundo lugar definir un modelo que describa esta considerando simultáneamente el total de variables de las que se dispone de información.

De esta manera este capítulo no es solo una síntesis en el sentido de ser un resumen o una recopilación de lo expuesto en capítulos anteriores, sino que además implica una síntesis entendida como integración mediante análisis estadísticos multivariantes, de todas las variables que han sido consideradas en el desarrollo del trabajo (modelo descriptivo de la diversidad).

Como ya se apuntó en la introducción general de la tesis, el estudio de las zonas de frontera se ha abarcado desde dos perspectivas. Considerando las diferencias entre fronteras o analizando estas internamente. La integración que pretende este capítulo abarca por tanto estas dos visiones. La diferente estructura de los datos disponibles en uno u otro caso hace necesaria la utilización de técnicas estadísticas diferentes para cada uno de ellos. En el caso del estudio entre localidades se pretende mediante análisis de regresión múltiple llegar a un modelo que identifique las principales variables indicadoras de los valores de diversidad y la importancia relativa de cada una de ellas. En el caso del análisis interno de las localidades se pretende obtener una tipificación o modelo de fronteras que resuman las principales formas de organización de estas en el territorio y su relación con la diversidad.

2. Material y método

La relación existente entre la diversidad y un conjunto amplio de variables bióticas y abióticas o modelo descriptivo de la diversidad, se ha obtenido mediante un análisis de regresión múltiple por pasos (Draper y Smith 1966). Se ha considerado $F=4$ como el valor crítico a partir del cual las variables entran a formar parte de la ecuación. Este análisis permite la obtención de una ecuación

$$Y = a + b X_1 + c X_2 + c X_3 + \dots + n X_n$$

donde las sucesivas X son las variables de las incluidas en el análisis cuya combinación describe mejor la variación de la diversidad (Y). Los coeficientes que las acompañan (b, c, \dots, n) junto con el término independiente (a) proporcionan la ecuación de regresión correspondiente al plano o hiperespacio que mejor explica en este caso la variación de la diversidad.

Se ha realizado un análisis de regresión por pasos para todos los sectores de monte y pastizal juntos, y posteriormente otros en los que se analizan por separado montes y pastizales. Las variables independientes consideradas se refieren a la posición geográfica de las localidades (altitud, latitud y longitud), sus características climáticas (temperatura y precipitación), la composición florística, la tensión florística entre monte y pastizal (medida con el índice de Jaccard), las características edáficas, el uso al que están sometidas (densidad de excrementos de conejos, ovejas y vacas), los porcentajes de cobertura herbácea, hojarasca y suelo descubierto y la biomasa de especies leñosas acumulada.

Se ha considerado que las relaciones entre la diversidad y las distintas variables pueden ser lineales o cuadráticas. Por ese motivo para el cálculo de la regresión por pasos se han incluido tanto los valores de las variables como los de sus cuadrados. En ambos casos las variables han sido estandarizadas de manera que su media sea cero y su varianza uno. Debido a esta estandarización el valor del término independiente en la ecuación resultante corresponde al valor medio de la diversidad obtenido para el conjunto de observaciones utilizadas para el cálculo de la función. De esta manera, la función obtenida (Y) cuantifica las variaciones de diversidad con respecto a su valor medio.

Para la regresión global con los sectores de monte y pastizal no han podido ser incluidas variables referentes a la posición geográfica, climatología o tensión (florística

o de biomasa) ya que únicamente se dispone de datos de estas variables a nivel de localidad (un valor para cada frontera). De esta manera el valor correspondiente a un sector de monte y el del pastizal contiguo es el mismo. La repetición de valores que la inclusión de estas variables ocasionaría en la matriz de datos, podría alterar los resultados de la regresión, por lo que se ha considerado apropiada su eliminación.

En el caso de los pastizales se ha excluido la biomasa de leñosas ya que en la mayoría de las observaciones este valor es cero.

Para poder incluir la composición florística de cada localidad como una variable cuantitativa más, ha sido necesario realizar previamente un análisis de ordenación, de manera que mediante los valores correspondientes a las coordenadas de cada observación en los primeros ejes del análisis de ordenación, quede caracterizada la composición florística de la localidad. Estas coordenadas han sido obtenidas de un análisis de correspondencias (Cordier 1965; Benzecri 1970; Lebart *et al.* 1971) de la composición florística de los sectores de monte y pastizal en el área de estudio. La matriz utilizada incluye datos de frecuencia de especies sobre un total de 36 cuadrados de 20x20 cm para cada observación (50 sectores de monte y 50 de pastizal). El número total de especies consideradas es de 265 al ser eliminadas aquellas que aparecen en menos de 2 sectores. El elevado número de ceros que incluye la matriz de datos ha aconsejado la realización de un análisis de correspondencias frente a otras técnicas de ordenación.

Del mismo modo se ha procedido con las características edáficas. Dado el elevado número de variables edáficas de que disponemos, se ha considerado apropiado integrar todas ellas mediante un análisis de ordenación en componentes principales. La matriz de datos incluye 100 observaciones (50 sectores de monte y 50 de pastizal) y un total de 28 variables edáficas. No se han incluido todos los parámetros disponibles (ver apartado ??) por el elevado número de ceros que incluyen algunos de ellos (por ejemplo cobre total o cobre cambiante) o por ser una combinación de varias variables, como es el caso de los cationes de cambio que se obtienen de la suma del calcio, magnesio, sodio y potasio extraíbles. De esta manera las variables incluidas son:

- Ca, Mg, Na, K, Fe, Mn, Zn, Al y P totales y cambiables
- pH
- Capacidad de cambio
- Porcentaje de cantos, arenas, limos y arcillas
- Capacidad de campo e índice de marchitez
- Materia orgánica
- Conductividad

Las coordenadas de las observaciones en los primeros ejes del análisis de ordenación definen las características edáficas de cada localidad.

3. Modelo de variación de la diversidad. Comparación entre localidades

Definir un modelo que describa la variación de la diversidad en las fronteras o en concreto en las zonas de monte y pastizal resulta complicado dado el alto número de variables que están influyendo y el complejo entramado de relaciones que existen entre ellas. En el capítulo IV se han descrito un elevado número de parámetros analizando las relaciones existentes por pares de variables. Estos análisis han permitido tener una idea de las variables que afectan a la diversidad y las relaciones existentes entre ellas.

Se plantea a continuación definir un modelo de variación de la diversidad considerando conjuntamente el total de variables ambientales de que se dispone. Como se explicó anteriormente, para ello se ha realizado un análisis de regresión por pasos que permita identificar las variables que más afectan a la variación de la diversidad y en que manera están afectando.

La tabla VII-1 muestra la ecuación de regresión que relaciona los valores de diversidad (variable dependiente) de las zonas de monte y pastizal con una serie de variables ambientales que recogen la variabilidad del territorio (variables independientes). La curva resultante describe las variaciones de diversidad con respecto a los valores medios de esta cuyo valor queda reflejado por el término independiente de la ecuación. Los coeficientes de las variables indican la proporción en la que estas implican un aumento (signo positivo) o disminución (signo negativo) de los valores de diversidad con respecto a la media.

Tabla VII-1. Resultados del análisis de regresión por pasos considerando conjuntamente los sectores de monte y pastizal. Se indica el valor del término independiente (valor medio de diversidad al considerar montes y pastizales) en la ecuación y los coeficientes de las distintas variables que forman la ecuación de regresión.

	Coeficiente
<i>Término independiente</i>	4,991
<i>Eje 3 análisis ordenación de suelos</i>	0,107
<i>(Cobertura herbácea)2</i>	-0,226
<i>(Cobertura hojarasca)2</i>	-0,228
<i>Eje 2 ordenación composición florística</i>	1,065
<i>Eje 3 ordenación composición florística</i>	0,463
<i>(Eje 1 ordenación composición florística)2</i>	-0,137
<i>(Eje 2 ordenación composición florística)2</i>	-0,834
<i>(Eje 3 ordenación composición florística)2</i>	-0,373

Al considerar simultáneamente los sectores de monte y pastizal se obtiene una formula relativamente compleja en la que intervienen 8 variables (de un total de 32 incluidas en el análisis) con las que es posible explicar el 79 % ($r^2=0,796$; $F= 19,69$; $n=100$) de la variación de la diversidad en las zonas de frontera monte-pastizal del área de estudio. Como puede verse en la tabla, los ejes primero, segundo y tercero del análisis de ordenación de la composición florística tienen un protagonismo importante en la ecuación.

Los dos primeros permiten segregar las observaciones principalmente en función de su posición geográfica. El eje uno representa un gradiente desde las comunidades orientales (valores más altos en el eje) caracterizadas por la presencia de especies como *Biserrula pelecinus*, *Brassica barrelieri*, *Bromus tectorum*, *Erodium cicutarium*, y *Lavandula pedunculata*, hasta aquellas más occidentales con especies como *Agrostis castellana*, *Chamaemelum mixtum*, *Tolpis barbata*, *Trifolium campestre* y *Lavandula sampaiana* entre otras. El eje 2 separa a su vez las comunidades en función de su posición altitudinal. De esta manera este eje permite algunas matizaciones a la variación detectada por el primero, ya que como se ha visto en capítulos anteriores la variación longitudinal del área de estudio esta asociada a un gradiente altitudinal. Las zonas más altas (extremo positivo del eje) tienen una mayor frecuencia de *Agrostis castellana*, *Bromus hordeaceus*, *Cynodon dactylon*, *Poa bulbosa*, *Rumex angiocarpus* y *Trifolium glomeratum* principalmente, frente a especies como *Anthyllis lotoides* o *Plantago bellardii* en las áreas más bajas. El tercer eje diferencia etapas sucesionales en las comunidades estudiadas. Los valores más bajos se asocian a la presencia de comunidades de pastizal en las que son frecuentes especies como *Agrostis castellana*, *Crepis capillaris*, *Hypochoeris glabra*, *Plantago coronopus*, *Poa bulbosa*, *Tolpis barbata* y *Vulpia muralis* principalmente. En el extremo opuesto aparecen especies como *Cistus ladanifer*, *Retama sphaerocarpa* y *Quercus rotundifolia* en forma arbórea y arbustiva. Las comunidades de cantuesar se localizan en la zona media de este eje.

Es decir, la fórmula refleja la existencia de una relación polinomial entre la diversidad y la variación de la composición florística que identifican estos ejes, relacionada fundamentalmente con diferencias altitudinales (eje 2), longitudinales (eje 1) y sucesionales (eje 3) entre las comunidades. Como se vio en el apartado IV.3, diversidad y posición geográfica (altitud, latitud, longitud) son variables que no aparecen correlacionadas en el área de estudio. Aunque como se desprende del resultado de la regresión, la posición geográfica ejerce un efecto indirecto sobre la diversidad a través de su influencia sobre la composición florística. El papel de las diferencias sucesionales sobre la diversidad es, como refleja la ecuación, muy bajo. Los análisis previos realizados (apartado V.5) indicaron que únicamente existe una cierta relación

entre la diversidad y el desarrollo sucesional en el caso de los montes lo que puede condicionar este resultado.

Las características edáficas parecen tener en general un papel menos importante. De hecho únicamente el tercer eje del análisis de ordenación que resume la edafología de las zonas de estudio aparece en la ecuación de regresión. Este eje está fundamentalmente relacionado con la fertilidad de los suelos. Indica una variación desde suelos muy ricos en nitrógeno y materia orgánica (valores altos), hasta zonas muy pobres y en general poco productivas. La relación observada en este caso es positiva de manera que los suelos más fértiles favorecen un aumento en los valores de diversidad.

Variaciones en las características químicas de los suelos referentes por ejemplo al contenido total en elementos como potasio, hierro, magnesio, zinc, aluminio y sodio indicadas por el primer eje de ordenación o a la disponibilidad de algunos de elementos como magnesio, calcio y potasio (indicada por el eje segundo) no aparecen sin embargo en la ecuación. De igual manera las características físicas de los suelos como su capacidad para retener el agua existente (capacidad de campo) que refleja el eje 4 o variaciones referentes a la textura del suelo como el gradiente que presenta el eje 5 desde los suelos donde dominan las arcillas y los limos hasta aquellos fundamentalmente arenosos tampoco parecen contribuir directamente a los valores de diversidad. Estos resultados coinciden con los observados el capítulo IV.4 donde se observó la general falta de relación entre las características edáficas y la diversidad. Únicamente se observaron algunas relaciones al considerar separadamente montes y pastizales.

Por último el cuadrado de la cobertura herbácea o de hojarasca afecta a la diversidad produciendo una disminución con respecto a la media.

La complejidad de esta ecuación resulta comprensible si se tiene en cuenta que se están considerando conjuntamente dos sistemas que, como se ha visto en los análisis individuales del conjunto de variables, están regulados por factores y procesos diferentes. De hecho como se ha analizado fundamentalmente en el capítulo IV las variables que individualmente afectan a los valores de diversidad son distintas en montes y pastizales.

En este sentido, se ha observado como la existencia de un gradiente mesoclimático en dirección NE-SW en el área de estudio, que afecta fundamentalmente a las características de los suelos y la composición florística de las comunidades (otras variables como la biomasa o la presión de herbívoros no varían según este gradiente) parecen actuar de forma distinta sobre las comunidades de monte y las de pastizal.

Así por ejemplo los análisis edáficos realizados en los sectores de monte (apartado IV.4) demuestran ciertas variaciones en las características de los suelos (contenido en arenas, arcillas, piedras etc.) relacionadas con la existencia de un gradiente desde las zonas altas de la Sierra hasta las terrazas del río Tajo. Lógicamente las localidades más cercanas al río Tajo y localizadas en las terrazas de este tienen un mayor contenido en arcillas a la vez que acumulan un mayor porcentaje de piedras procedentes de la erosión de zonas altas. En las zonas de pastizal las variables asociadas a este gradiente son muy diferentes (nitrógeno, hierro etc.). La mayor presión ganadera observada en los pastizales con respecto a los montes (apartado IV.5) puede ser el factor responsable de estas diferencias. De hecho las variables edáficas que aparecen relacionadas con la altitud en las zonas de pastizal son algunas como por ejemplo el contenido en nitrógeno o hierro, o variables que a su vez están correlacionadas con la presencia de herbívoros y en concreto de bovinos, principales usuarios de las zonas de pastizal.

Con respecto al tipo de comunidad existen también diferencias. Así, a una escala global, es fundamentalmente el gradiente longitudinal (continentalidad) el que diferencia a las comunidades de matorral. Sin embargo, en pastizales es la altitud, asociada fundamentalmente a variaciones en la temperatura, la responsable de definir distintos tipos (ver apartado V.3). En ambos casos estos parámetros permiten diferenciar dos grandes zonas que hemos denominado área de Guadarrama y área de Gredos. Esta sectorización coincide en gran medida con una división biogeográfica (Rivas Martínez 1987a) basada en la cartografía de taxones endémicos (familias, géneros, especies o subespecies). En los pastizales con respecto a los montes, esta división está desplazada hacia el oeste, marcando el hecho de que las altitudes más bajas están en los territorios más suroccidentales.

A una escala más detallada, es decir, dentro de las dos grandes regiones definidas, las comunidades obtenidas para el monte o el pastizal también se diferencian según distintos factores. En áreas de matorral los distintos tipos corresponden a diferentes etapas sucesionales, pudiéndose distinguir etapas equivalentes en Guadarrama y Gredos, aunque con una composición específica diferente. En pastizales sin embargo, las diferencias aparecen dadas fundamentalmente por variaciones en el grado de cobertura herbácea probablemente asociado a una mayor humedad edáfica y el efecto de la presión o relajación del uso por el ganado (ver apartado V.4) que da lugar a distinto grado en la madurez de los ecosistemas (Bernáldez y Pineda 1980; Rivas Martínez *et al.* 1981).

Las diferencias existentes entre monte y pastizal se observan también al comparar el grado de heterogeneidad de estos dos tipos de comunidades. Las tipificaciones

realizadas con los 50 sectores de monte y los 50 de pastizal en base a parámetros tan distintos como la composición florística o la densidad de distintos tipos de excrementos de herbívoros muestran siempre un resultado en común. Se observa una mayor heterogeneidad en los sectores de monte que en los de pastizal.

Todos estos resultados parecen apuntar hacia la existencia de factores que condicionen de forma muy distinta a ambos sistemas. La localización geomorfológica de los pastizales en las zonas bajas de ladera puede ser uno de ellos. Menghi (1993) observa que las zonas bajas de ladera (zonas de resixtasia) presentan una mayor homogeneización tanto florística como edáfica que las zonas altas (zonas de biostasias).

Por otro lado, la presión diferencial que el ganado ejerce sobre ambos subsistemas puede ser otro de estos factores. Como se ha analizado en el apartado IV.5, el tipo de herbívoros al que están sometidos los dos subsistemas en una zona de frontera es semejante, si bien la intensidad de uso es mayor en las zonas de pastizal. Este mayor consumo en los pastizales puede producir una uniformización florística de estos por selección de las especies mejor adaptadas a las condiciones de nitrofilia, pisoteo etc. producidas por el ganado. Los pastizales diferenciados representarían así situaciones óptimas en cuanto a su producción, con una alta tasa de renovación y una respuesta *relativamente independiente de las variaciones ambientales dentro del rango de situaciones contempladas*. Por el contrario, en las zonas de matorral la menor intensidad de uso permitiría el desarrollo de procesos sucesionales. En resumen se plantea que estas zonas están sometidas simultáneamente a la dinámica sucesional y al efecto de la explotación de herbívoros domésticos y silvestres. La mayor o menor influencia de uno u otro aspecto condiciona la tipología de las comunidades. Si predomina la explotación, las diferencias entre comunidades van a venir dadas por diferencias en el grado de uso (nivel de nitrofilia fundamentalmente). La ausencia o disminución de ésta determina que los procesos sucesionales sean los que, a una escala detallada, dan lugar a distintos tipos de comunidades.

En general no se ha observado relación alguna entre los valores de diversidad y la existencia de un gradiente altitudinal en el área de estudio ni en las zonas de monte ni en las de pastizal. Considerando las variaciones climáticas se observan por el contrario algunas diferencias. En concreto el periodo de déficit hídrico afecta fundamentalmente a los valores de diversidad en las zonas de monte, disminuyendo esta a medida que el periodo de sequía es mayor. Los pastizales por el contrario se muestran independientes a la existencia de este gradiente.

En definitiva se observa la independencia de las zonas de pastizal de una serie de parámetros que varían regionalmente. La diversidad también muestra esta independencia. Estos resultados apoyan la mayor estabilidad de los pastizales, más diversos e independientes de posibles perturbaciones, que los montes cuya diversidad es menor y más dependiente de posibles cambios en las condiciones ambientales (Tilman 1996).

Todos estos resultados confirman la dificultad de obtener un modelo descriptivo de la diversidad para las zonas de monte y pastizal conjuntamente. Se trata de dos comunidades con unas características muy distintas en las que los valores de diversidad están regulados por variables diferentes en cada caso. Por el contrario, al considerar montes y pastizales por separado las ecuaciones resultantes se simplifican notablemente (Tablas VII-2 y 3 respectivamente). Especialmente en el caso de los pastizales la predicción de la diversidad requiere de un reducido número de variables.

Con respecto a las zonas de monte se observa que el 88% de la variación de la diversidad se explica utilizando 4 variables del total de 44 que fueron incluidas para la regresión por pasos ($r^2=0,88$; $f=53,08$; $n=50$). Dos de ellas se refieren a la variación de la composición florística y especialmente a la relacionada con la existencia de un gradiente longitudinal (eje 1 del análisis de ordenación) y altitudinal (eje 2 del análisis de ordenación) en el área de estudio. Las dos restantes hacen referencia a la intensidad de la tensión florística de la frontera, es decir a las diferencias de composición entre monte y pastizal (Tabla VII-2), siendo estas las que tienen un mayor peso en la ecuación general. La relación existente entre diversidad y tensión en la función de regresión es de tipo polinomial. De esta manera existe un valor óptimo de tensión para el que la diversidad alcanza valores máximos. Las desviaciones de este óptimo producen un efecto negativo en la diversidad. Aunque no se observa en la ecuación, esta tensión está estrechamente relacionada con la cantidad de biomasa acumulada en la zona de monte. De hecho, como se ha visto en capítulos anteriores, la tensión florística monte-pastizal aumenta al aumentar la biomasa de leñosas en el monte. Además si en el análisis de regresión por pasos no se incluyen las variables correspondientes a la tensión florística, la ecuación resultante es equivalente a la anterior pero en este caso la biomasa y el cuadrado de esta sustituyen a las variables de tensión florística. Con respecto a las características geográficas se observa que la diversidad aumenta con la altitud la cual a su vez se incrementa hacia el este del territorio, aunque como puede verse no existe una relación lineal entre la diversidad y estas variables geográficas. La Fig VII-1 representa sintéticamente el modelo de variación de la diversidad obtenido para las zonas de monte.

Tabla VII-2. Resultado del análisis de regresión por pasos considerando los sectores de monte. Se indica el valor del término independiente (valor medio de diversidad de los sectores de monte) en la ecuación y los coeficientes de las distintas variables que forman la ecuación de regresión.

	Coeficientes
<i>Término independiente</i>	4,87
<i>(Tensión florística)²</i>	-0,65
<i>Tensión florística</i>	0,89
<i>Eje 2 ordenación composición florística</i>	0,42
<i>(Eje 1 ordenación composición florística)²</i>	-0,13

En los análisis individuales de las distintas variable realizados en los capítulos IV y V se obtuvieron un alto número de correlaciones con la de la diversidad. En la mayoría de los casos resultan difíciles de interpretar ya que en muchas ocasiones pueden ser el resultado de una compleja trama de interacciones. De todas formas las correlaciones más claras se obtuvieron con la biomasa de especies leñosas. Esta afecta directamente a la disponibilidad de luz y nutrientes que determina el número de especies herbáceas responsables principales de los valores de diversidad.

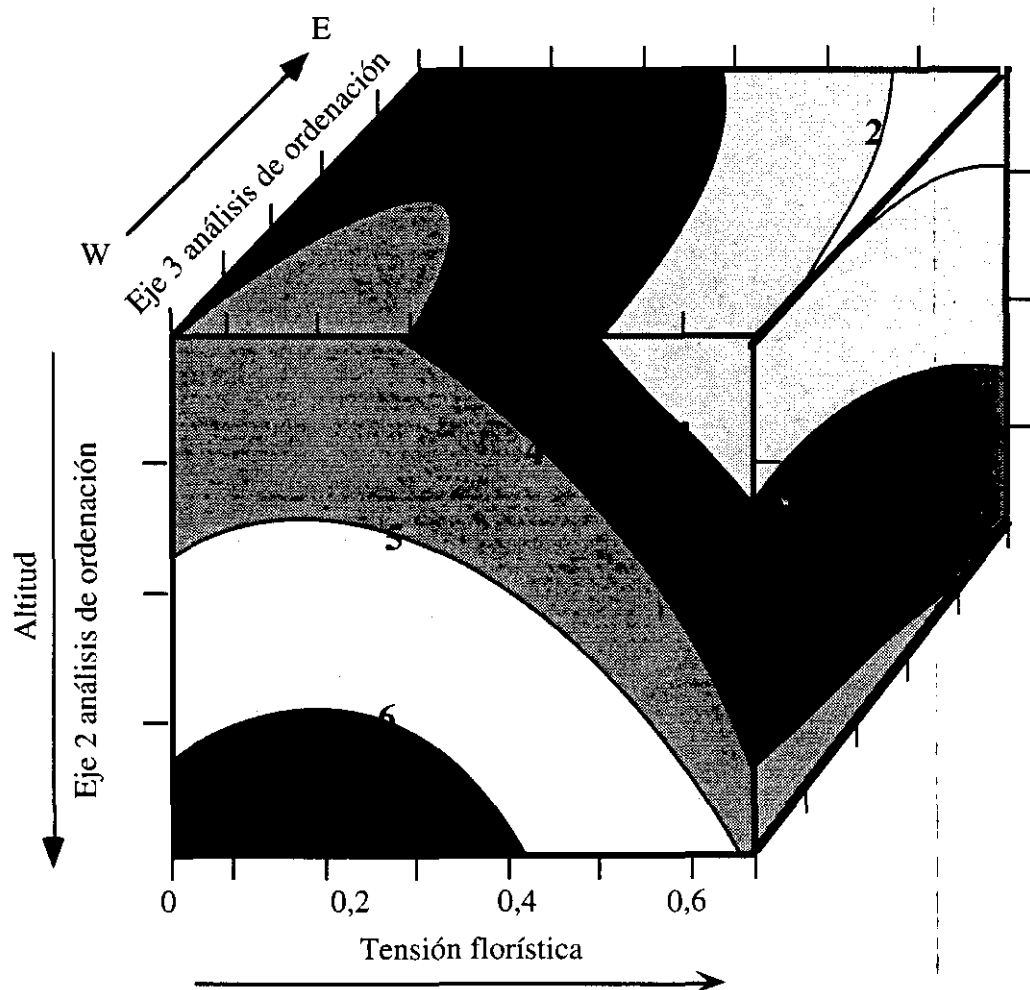


Fig. VII-1. Representación de la variación de la diversidad indicada por las curvas dibujadas en el interior del cubo, con respecto a la tensión florística establecida entre los dos sectores que forman la frontera y a la variación altitudinal y longitudinal reflejada por los ejes 2 y 3 del análisis de ordenación.

En el caso de los pastizales la función de regresión obtenida es muy sencilla (Tabla VII-3). Únicamente dos variables de las 42 incluidas permiten predecir las variaciones de diversidad con respecto a la media observada en estas zonas, explicando el 54% de la varianza. Se trata de la densidad de excrementos de vaca y la variación sucesional de la composición florística que refleja el tercer eje del análisis de ordenación de las especies. Dentro del rango de valores encontrados, el consumo por parte de los herbívoros, especialmente vacas, favorece el aumento de los valores de diversidad. Sin embargo este no es el único factor que contribuye a la diversidad en los pastizales. Según muestra la ecuación, las zonas de pastizal con una cierta presencia de especies leñosas tienen valores superiores de diversidad. La Fig VII-2 indica la relación existente entre estas tres variables. Dichos resultados coinciden con las relaciones individuales observadas entre distintas variables y la diversidad.

Tabla VII-3. Resultado del análisis de regresión por pasos considerando los sectores de pastizal. Se indica el valor del término independiente (valor medio de diversidad de los sectores de pastizal) en la ecuación y los coeficientes de las distintas variables que forman la ecuación de regresión.

	<i>Coeficientes</i>
<i>Término independiente</i>	5,12
<i>Densidad excrementos vaca</i>	0,09
<i>Eje 3 ordenación composición florística</i>	0,14

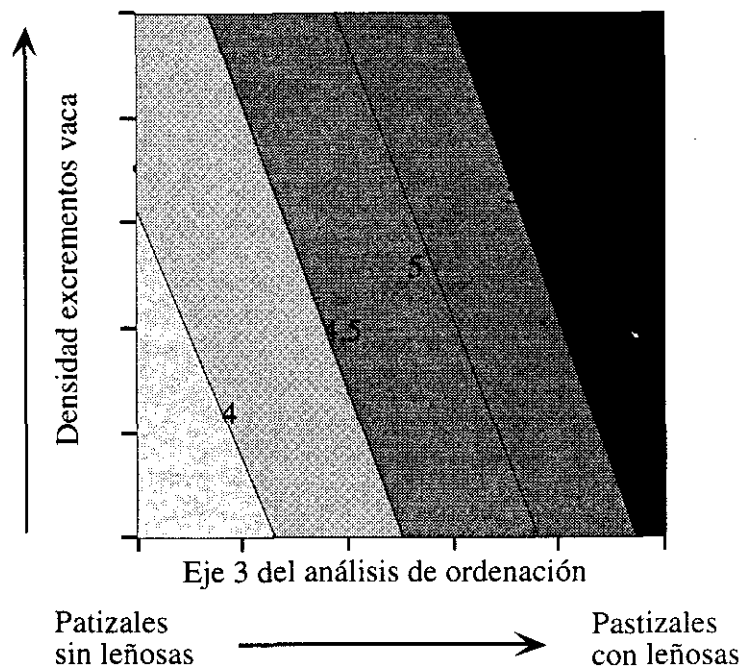


Fig. VII-2. Modelo de variación de la diversidad en las zonas de pastizal según la variación florística que determina el tercer eje del análisis de ordenación y la densidad de excrementos de vacas encontrados.

La diversidad de los pastizales es independiente de las características edáficas, aunque algunos de los análisis realizados muestran una cierta relación de manera que en los suelos con una mayor capacidad de retención hídrica se desarrollan los pastizales más diversos. Sin embargo no es posible hablar de una relación directa causa efecto entre estos dos parámetros, ya que por otro lado se ha observado que los suelos más húmedos se asocian con una mayor cobertura herbácea, que a su vez está correlacionada con una mayor densidad de herbívoros especialmente de ganado vacuno que favorece altos valores de diversidad. Es decir, parece claro que la diversidad de los pastizales es el resultado de un complejo entramado de interacciones entre un amplio

número de factores ambientales de los cuales la densidad de excrementos de herbívoros y en concreto de vacas es el factor más importante que a su vez refleja la variación de otros parámetros subyacentes. Como se vio en el capítulo IV, la densidad de vacas es el principal factor regulador de la diversidad a escalas de poco detalle, mientras que a nivel más detallado intervienen otros herbívoros de menor tamaño como ovejas o conejos.

4. Modelo de variación de la diversidad a través de las zonas de frontera

Los análisis realizados que analizan internamente las fronteras han permitido tipificar estas según la variación a lo largo de los transecto de muestreo, de una serie de parámetros que se plantean de importancia en la regulación de la diversidad (biomasa composición florística).

Todos los tipos obtenidos son formas sintéticas de integrar un continuo de situaciones. Como se ha visto en el capítulo VI es difícil establecer equivalencias entre los distintos perfiles de variación en las zonas de frontera. Es decir, parece que un determinado patrón de variación de la diversidad no implica una determinada variación de la composición florística e igual ocurre al analizar la biomasa o el tipo de comunidad presente en la frontera. Probablemente todos estos parámetros están relacionados entre sí, de manera que la variación de la diversidad no depende directamente de un parámetro sino de un complejo de relaciones existente entre un amplio conjunto de variables.

Para intentar obtener una visión integrada de los factores que determinan la estructura interna de las fronteras, se ha realizado un análisis de clasificación en el que se incluyen las 50 fronteras con el tipo de perfil florístico, de biomasa y diversidad al que pertenecen. Se incluye también la tipología de localidades en base a la localización de la frontera florística con respecto a la fisionómica (apartado V.5). Por otro lado, se ha considerado conveniente incluir en este análisis alguna variable que represente la heterogeneidad de las fronteras, o dicho de otra manera, el “grano” de cada una de ellas. La variación de la amplitud de nicho para diferentes divisiones del transecto (ver tabla V-1) expresa esta característica. El 40% de las localidades estudiadas presentan un patrón de grano grueso (Fig. VII-3 a) de manera que la mayor heterogeneidad espacial (valor mínimo de A) se obtiene al considerar la localidad dividida en dos sectores (monte y pastizal); a medida que se aumenta el número de divisiones en el transecto la heterogeneidad espacial disminuye (aumenta A). Un 36% de las localidades presentan un patrón también de grano grueso equivalente al anterior aunque no tan claro al observarse una disminución de A al considerar 8 divisiones en el transecto (Fig. VII-3 b). Únicamente un 8% de las fronteras presentan un patrón de grano fino. En ellas la mayor heterogeneidad espacial se obtiene al considerar 24 divisiones en el transecto (Fig. VII-3 c). Aún en este caso resulta clara la división de la localidad en dos sectores como indica el bajo valor de A obtenido al dividir el transecto en dos partes. Por último un 16% de las localidades presentan una situación intermedia (Fig. VII-3 d) entre las

consideradas anteriormente como de grano grueso o de grano fino. Estos casos presentan en principio una situación de grano grueso ya que la máxima heterogeneidad espacial se obtiene al considerar dos sectores (valor mínimo de A), sin embargo como se aprecia en la figura correspondiente el siguiente valor más bajo de A corresponde a 24 divisiones del transecto. Es decir, aunque la mayor heterogeneidad diferencia los sectores de monte y pastizal, cada uno de ellos a su vez es muy heterogéneo internamente. De esta manera la heterogeneidad de los sectores puede considerarse de grano fino, aunque la localidad en su conjunto tiene un grano grueso.

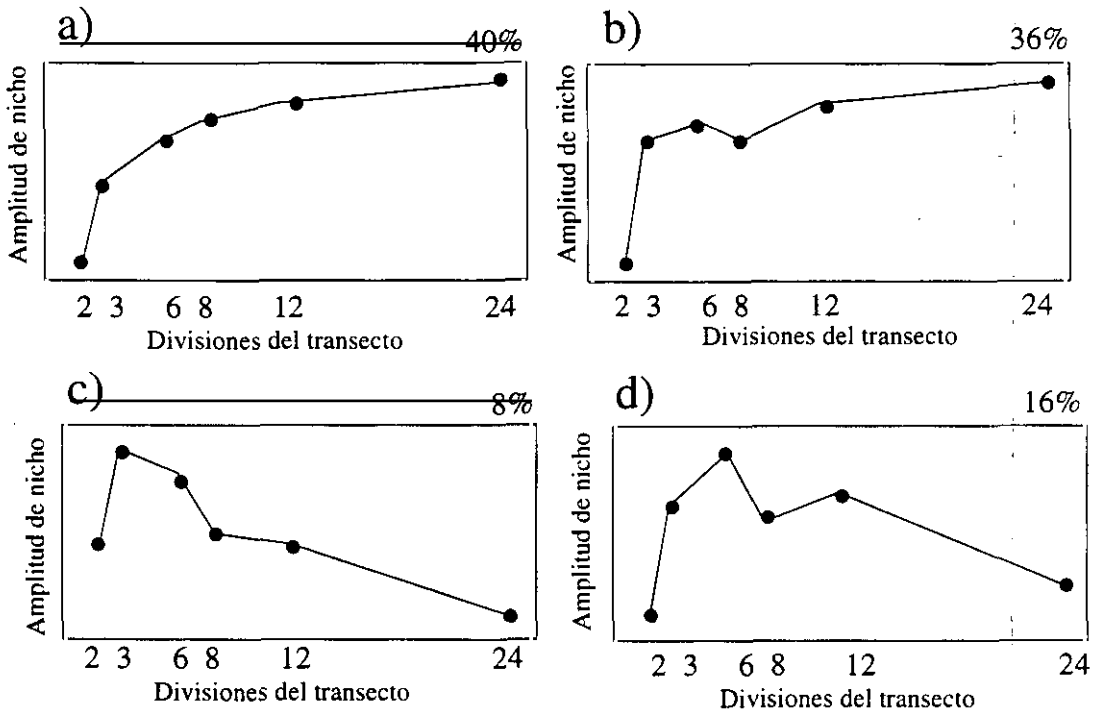


Fig. VII-3. Esquema de los principales modelos de variación de la heterogeneidad espacial en las localidades estudiadas. Se considera el aumento o la disminución de los valores de amplitud de nicho promedio al considerar el transecto que atraviesa la frontera dividido en 2, 3, 6, 8, 12 ó 24 partes iguales. Se indica el porcentaje de localidades pertenecientes a cada uno de los cuatro tipos.

En resumen, se ha realizado una clasificación de las 50 localidades en función de la variación interna de la composición florística, la diversidad, la biomasa leñosa el grano y la localización de la frontera florística y fisionómica.

El análisis de clasificación realizado a partir de estas variables categóricas (variación interna de la composición florística, la diversidad, la biomasa leñosa el grano y la localización de la frontera florística y fisionómica), transformadas en binarias permite identificar 4 grupos principales de fronteras (Fig. VII-4). La Fig. VII-5 muestra

las tablas de contingencia entre los 4 grupos obtenidos y las distintas categorías de las variables incluidas en el análisis. Un análisis de χ^2 indica que todas las tablas de contingencia son significativas ($P < 0,001$) salvo la correspondiente a los perfiles de variación de la composición florística ($P = 0,167$), que por ello

ha sido excluida de la figura. Los valores marcados en negrita en cada una de las tablas indican los casos con una probabilidad significativamente mayor a la que cabría esperar. Únicamente se han representado en la figura las categorías con una relativa importancia en el área de estudio, es decir aquellas con una frecuencia superior a dos localidades.

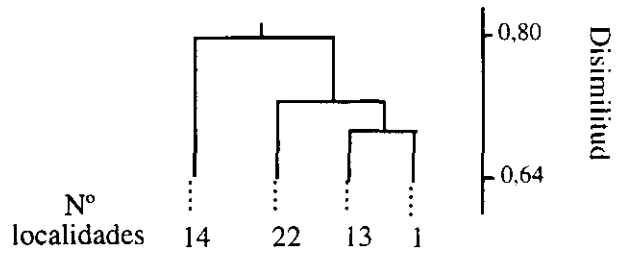


Fig. VII-4. Dendrograma resultante de la clasificación de las 50 fronteras según la variación interna de una serie de parámetros

Se caracterizan a continuación los grupos resultantes del análisis de clasificación.

El grupo 1 con un 28% de las fronteras estudiadas está formado por localidades en las que monte y pastizal tienen una composición florística muy semejante de manera que la frontera entre los dos subsistemas es fundamentalmente fisionómica (Tipología de fronteras 1, Fig. VII-5). La biomasa varía gradualmente de un extremo a otro aunque siguiendo un patrón de distribución bastante irregular (perfil de biomasa 4) observándose la presencia de especies leñosas en el sector correspondiente al pastizal. Internamente los sectores de monte y pastizal presentan un patrón de grano fino (tipos c y d) aunque a escala menos detallada se observa la existencia de dos sectores. La diversidad presenta un patrón de variación muy irregular (tipo 3) aunque se observa un cierto aumento en la zona de transición entre los dos sectores.

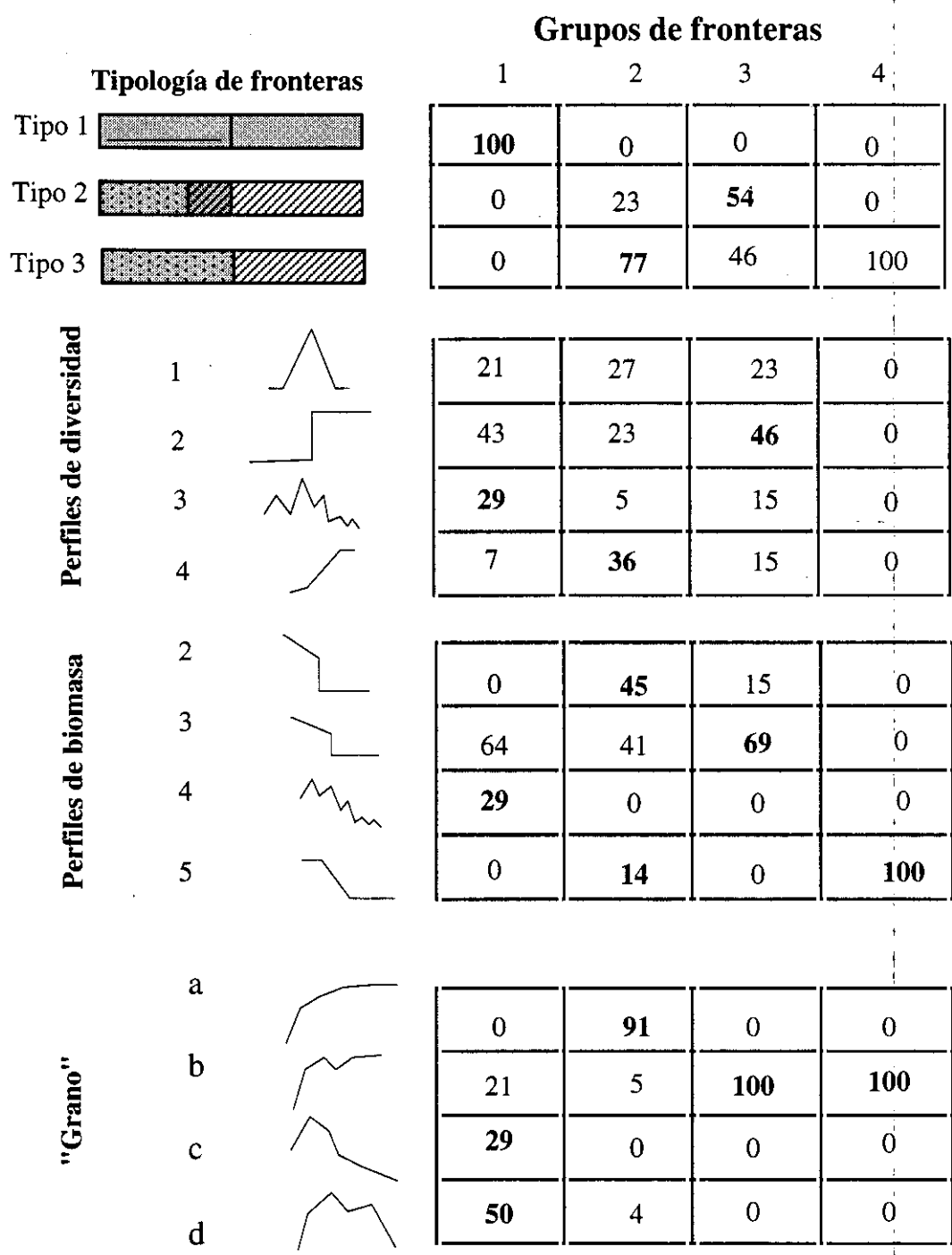


Fig. VII-5. Tablas de contingencia entre las distintas categorías de las variables incluidas en el análisis de clasificación y los tipos obtenidos de este. En el caso de las categorías solo se han incluido aquellas que contienen más de una observación. Las tablas incluyen el porcentaje de fronteras con respecto al número de localidades pertenecientes a cada grupo del análisis de clasificación.

El grupo dos es el más numeroso en el área de estudio al incluir el 44% de las localidades. Se trata de fronteras nítidas en las que el cambio fisionómico de monte a pastizal coincide con un cambio en la composición florística (tipología de fronteras 3,

Fig. VII-5). Se trata pues de localidades claramente estructuradas en dos sectores (grano grueso tipo a) en los que estos son relativamente homogéneos internamente. La biomasa de leñosas indica generalmente una situación de ecotono (perfil de biomasa tipo 2) con una cierta disminución en el monte hacia la zona de contacto que puede llegar incluso a una situación de cambio gradual entre los dos sistemas (perfil de biomasa 5). A pesar de esta dominancia de situaciones de ecotono en cuanto a la biomasa de especies leñosas, la diversidad varía de forma gradual desde el monte con valores inferiores hasta el pastizal donde se obtienen los valores más altos.

El tercero de los grupos (26% de las localidades) está formado por localidades con una clara frontera fisionómica entre monte y pastizal que no coincide con el punto en el que se observa un importante cambio en la composición florística, sino que este último cambio o frontera florística aparece desplazado hacia la zona de monte (tipología de fronteras 2). La vegetación presenta un patrón de grano grueso que divide la localidad en dos grandes manchas. La biomasa de especies leñosas disminuye en el monte gradualmente hacia la zona de pastizal en el cual desaparecen bruscamente estas especies. Los dos sectores son muy homogéneos en cuanto a la variación interna de la diversidad aunque los valores obtenidos en uno y otro sector son muy diferentes (perfil de diversidad 2).

Por último el grupo 4 está formado por una sola localidad. Se trata de la frontera 49, en la que estructuralmente pueden diferenciarse dos grandes sectores (monte y pastizal) con una frontera muy nítida en la que coinciden el cambio fisionómico y el florístico (Fig. VII-5). La diversidad en el monte es inferior a la del pastizal aunque su distribución es muy irregular. El perfil de variación de la diversidad en esta localidad es único, ninguna de las demás localidades pertenece al mismo tipo. Por este motivo el tipo de frontera 4 no aparece asociado a ningún perfil de variación de la diversidad en la tabla de contingencia correspondiente de la Fig. VII-5 ya que le corresponde el perfil de diversidad 6 que no ha sido incluido por estar formado por una sola observación. Esta localidad tiene un perfil de variación de la biomasa leñosa de tipo 5 en la que esta varía gradualmente de monte a pastizal. La composición florística por el contrario cambia bruscamente coincidiendo con el cambio fisionómico que separa monte de pastizal (perfil florístico 1). Se trata de una localidad con un monte muy poco frecuente en el área de estudio dominado por *Erica australis*, *Chamaespartium tridentatum* y *Cistus ladanifer*. Se trata en general de un caso singular en el área de estudio y por tanto no será considerado como un modelo de frontera en el territorio.

Por otro lado se han comparado los 4 grupos de fronteras con la tipología de comunidades florísticas obtenidas para el monte y el pastizal (ver apartado IV.4). El

análisis de χ^2 aplicado a la tabla de contingencia entre los grupos y las comunidades de monte es significativo ($p=0,01$), mientras que en el caso de las comunidades de pastizal no lo es. De esta manera es posible identificar el tipo de comunidad de monte más característico para cada uno de los grupos de fronteras (Tabla VII-4). Así, las fronteras incluidas en el grupo uno están formadas por comunidades de monte mixto poco denso fundamentalmente cantuesares y tomillares (comunidades D y G principalmente). Como se vio en el apartado IV.4 se trata de comunidades que pueden aparecer tanto en sectores de monte como de pastizal lo que coincide con el hecho de que este grupo incluya localidades en las que no se identifica una clara frontera florística entre los dos subsistemas. Los grupos 2 y 3 se caracterizan fundamentalmente distintos tipos de comunidades de jaral si bien el grupo dos son más significativos los jarales de *C. laurifolius* (comunidad N) o aquellos mezclados con genistas (comunidad P) o brezos (comunidad O), mientras que en el grupo tres son más frecuentes los jarales mezclados con cantuesos (comunidades I y K). Como ya se vio anteriormente el grupo 4 tiene un monte muy denso de tipo jaral-brezal.

Tabla VII-4. Tabla de contingencia entre los grupos de fronteras y las comunidades florísticas de los sectores de monte. Se marcan en negrita aquellos valores que caracterizan principalmente a cada uno de los grupos

<i>Comunidades</i>	<i>Grupo 1</i>	<i>Grupo 2</i>	<i>Grupo 3</i>	<i>Grupo 4</i>
<i>C</i>	0	1	0	0
<i>D</i>	6	4	0	0
<i>E</i>	1	0	0	0
<i>F</i>	3	1	2	0
<i>G</i>	13	0	0	0
<i>H</i>	1	0	0	0
<i>I</i>	0	7	6	0
<i>J</i>	0	2	1	0
<i>K</i>	0	1	2	0
<i>L</i>	0	1	1	0
<i>M</i>	0	2	1	0
<i>N</i>	0	1	0	0
<i>O</i>	0	1	0	1
<i>P</i>	0	1	0	0

En general las localidades incluidas en el grupo 1 tienen unos valores elevados de diversidad tanto en el monte como en el pastizal al igual que en las localidades de tipo 3. (Tabla VII-5). Estos dos grupos son sin embargo significativamente distintos en cuanto a la biomasa de especies leñosas en el monte o a la cobertura de herbáceas en el

pastizal. En el primer caso los altos valores de diversidad se obtienen en localidades con poca biomasa leñosa en el monte y una cobertura herbácea en el pasto también baja. Por el contrario en el grupo 3, valores equivalentes de diversidad en el monte y el pasto se obtienen en fronteras con biomasa de leñosas en el monte y cobertura herbácea en el pasto significativamente superiores. Es decir se trata de dos casos en los que se alcanza un nivel de organización equivalente a partir de situaciones muy distintas tanto florística como termodinámicamente (biomasa acumulada). Las localidades del grupo 1 se distribuyen en zonas significativamente inferiores en el gradiente altitudinal y con un mayor déficit hídrico que aquellas incluidas en el grupo 3. Esta circunstancia probablemente contribuya a las diferencias observadas en cuanto a la cobertura herbácea del pastizal como ya se observó en el apartado IV.6. Por último se observa que el grupo 2 es el que contiene a las localidades con montes y pastizales menos diversos aunque los valores de biomasa en el monte y cobertura herbácea en el pastizal son equivalentes a los obtenidos en el grupo 3 donde los valores de diversidad son significativamente superiores.

Tabla VII-5. Diferencias observadas entre los tres grupos de fronteras obtenidos del análisis de clasificación. Las letras indican la existencia de diferencias significativas entre los grupos (test LSD).

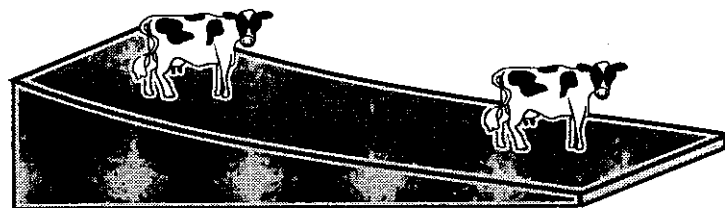
	Grupo 1		Grupo 2		Grupo 3	
<i>Altitud</i>	449	b	558	ab	647	a
<i>Déficit hídrico</i>	4,03	a	3,4	b	2,8	b
<i>Diversidad Monte</i>	5,13	a	4,59	b	5,15	a
<i>Diversidad Pastizal</i>	5,21	a	4,98	b	5,22	a
<i>Diversidad localidad</i>	5,4	ab	5,3	b	5,7	a
<i>Biomasa leñosa Monte</i>	353	b	941	a	812	a
<i>Cobertura herbácea Pastizal</i>	61	b	71	a	72	a

En definitiva estos tres grupos principales representan una simplificación de un continuo de situaciones existentes en la naturaleza. El primer eje de un análisis de ordenación incluyendo las mismas variables utilizadas para la clasificación identifica la existencia de un gradiente desde las fronteras del grupo 1 a las del 2 en el extremo opuesto pasando por las localidades del grupo 3 que ocupan una posición intermedia.

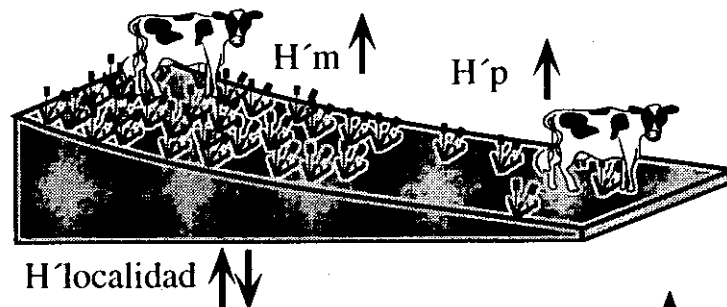
El tiempo transcurrido desde la última roturación de la zona y las distintas prácticas de manejo pueden ser considerados factores importantes en la interpretación de estas situaciones (Fig. VII-6). El relativo abandono que han sufrido numerosas zonas del Sistema Central dedicadas tradicionalmente a uso ganadero da lugar a una invasión

Tiempo

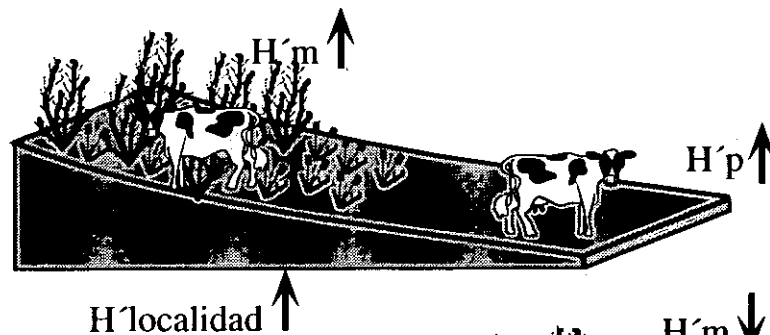
Abandono del monte



Tipo 1

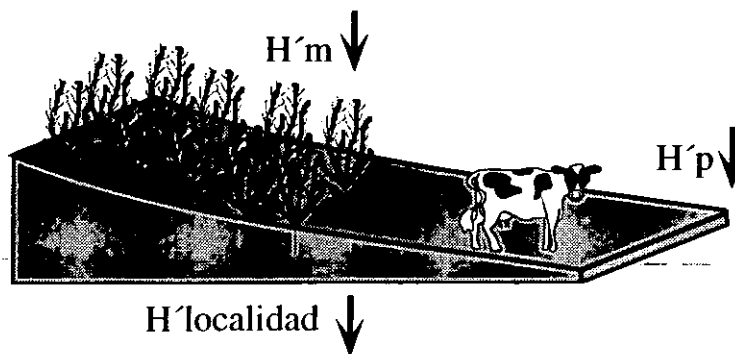


Tipo 3



Aclarado del monte

Tipo 2



Tensión (intensidad + distribución)

de plantas leñosas, siendo los cantuesos (genero *Lavandula*) las especies pioneras. Estas especies comienzan su colonización en las partes altas de las laderas avanzando hacia las partes bajas de estas. Las localidades incluidas en el tipo 1 representan esta situación de reciente disminución de la presión de herbívoros. Aunque baja, se sigue manteniendo una cierta presión de herbívoros que mantienen el desarrollo del estrato herbáceo. La composición florística de la localidad en esta situación es muy homogénea ya que la presencia de leñosas en el monte no altera significativamente la composición florística de esta zona. La tensión florística y las diferencias de biomasa entre los dos sectores no son por tanto muy elevadas favoreciendo los flujos de energía e información entre los dos sistemas y permitiendo el mantenimiento de altos valores de diversidad.

Las localidades de tipo 3 representan una etapa posterior con un mayor tiempo de abandono de la zona de monte que presenta una mayor acumulación de biomasa de especie leñosas debido tanto al aumento de la cobertura de especies del género *Lavandula*, como a la entrada de otras especies principalmente del género *Cistus*. La biomasa acumulada en el monte es significativamente superior a la obtenida en el caso anterior pero su distribución irregular con numerosos claros permite el desarrollo de un estrato rico en especies herbáceas. Dicha situación da lugar como en el caso anterior a altos valores de diversidad tanto en el monte como en el pastizal. Sin embargo en este caso los dos sistemas en contacto, aunque mantienen un grado de organización semejante (no hay diferencias significativas de diversidad monte-pastizal), presentan una composición florística diferente que da lugar a laderas de mayor heterogeneidad que en conjunto mantienen valores de diversidad más altos que en el tipo 1. Si aumenta el tiempo de abandono se llega a situaciones como las representadas en el tipo 2. En ellas se produce una alta acumulación de biomasa en el monte a la vez que una uniformización florística de este. La biomasa acumulada es semejante a la de la etapa anterior, pero una sola especie, generalmente del género *Cistus* se hace dominante. Bajo estas situaciones los valores de diversidad en el monte y el pastizal son significativamente inferiores a los obtenidos en los dos casos anteriores. En el caso del monte las especies leñosas pueden limitar los recursos de luz y nutrientes necesarios para el desarrollo de un estrato herbáceo que aumentaría los valores de diversidad. La alta tensión tanto florística como termodinámica que se establece entre los dos subsistemas podría ser responsable de los bajos valores de diversidad en el pasto, al disminuir los flujos e intercambios entre ambos sistemas. Sin embargo no es en este caso la intensidad o valor absoluto de la tensión termodinámica (equivalente a la observada en las localidades de tipo 3), sino la distribución de esta el factor que puede estar alterando los valores de diversidad. En este caso se trata de fronteras muy nítidas en las que las leñosas desaparecen bruscamente produciéndose un “salto” muy

importante en los valores de biomasa en la zona de frontera. Por el contrario en el caso anterior (tipo 2) la variación es más gradual y el “salto” es menor. Es decir, parece que no es solo la intensidad o valor absoluto de la tensión establecida entre dos sistemas un factor de regulación de los valores de diversidad, sino que la forma en la que se realice el paso de uno a otro sistema también juega un papel importante. Aun cuando la magnitud de la tensión sea alta, se pueden obtener valores altos de diversidad, si la conexión entre los dos sistemas es gradual (Fig. VII-5). Como se ha visto en el capítulo VI, la biomasa total acumulada en una zona (valor absoluto o intensidad de la tensión) y la forma en la que esta biomasa se distribuye en la zona de monte son dos aspectos independientes. A partir de los análisis realizados en el capítulo V se sugiere la cantidad 400g/m^2 como el grado de acumulación de biomasa leñosas a partir del cual esta acumulación comienza a afectar el desarrollo del estrato herbáceo haciendo que la tensión florística con el pastizal contiguo sea mayor. Valores inferiores a esta cantidad dan lugar a situaciones en las que monte y pastizal son distinguibles por su fisionomía pero la composición florística es muy semejante y por tanto la tensión muy baja (ver apartado V.5).

Por otro lado, el uso de los herbívoros y principalmente del ganado vacuno, se centra en el pastizal a medida que el monte se hace más denso ya que además de ser más intransitable impide el desarrollo de un estrato herbáceo que puede ser consumido por estos animales. Este hecho puede tener importantes consecuencias en relación a los flujos de materia y energía en las fronteras. El uso por parte de los herbívoros domésticos (ovejas y vacas) principales usuarios del pastizal puede alterar en primer lugar los flujos horizontales de energía entre los dos subsistemas ya que son los responsables de exportar la energía que este produce en forma de carne, leche o lana. En segundo lugar, los flujos horizontales de información (semillas) quedan reducidos también si los herbívoros centran su actividad en uno de los sistemas ya que la dispersión de semilla por zoocoria queda así restringida al sector en el que se localizan los herbívoros. El estudio de estos flujos resulta un reto importante para el conocimiento de las zonas de frontera. Malo (1995) ha comprobado que un porcentaje elevado de las semillas de una zona determinada son dispersadas por endozoocoria y especialmente a través de las vacas. Su presencia en los excrementos es de suficiente magnitud para afectar la estructura de la comunidad.

Consideraciones como las aquí realizadas sobre los flujos horizontales y verticales de energía están basados en su mayoría en conocimientos teóricos ya que hay pocos estudios que analicen y cuantifiquen estos flujos y menos aún su relación con los valores de diversidad. Su estudio sin embargo se plantea como un objetivo fundamental para entender el funcionamiento de las zonas de frontera.

Diversos análisis realizados en este trabajo permiten disponer únicamente de algunas evidencias indirectas de este fenómeno. Dos aspectos ponen de manifiesto la conexión entre los dos sistemas: las características edáficas y la presencia de herbívoros.

En primer lugar en el apartado IV.4 se ha demostrado la correlación existente, para la mayoría de las variables edáficas analizadas, entre los valores obtenidos en el monte y en el pastizal. Este hecho puede estar condicionado por la geomorfología de las zonas de frontera. Como ya se ha comentado anteriormente las zonas de contacto entre monte y pastizal se localizan en laderas con una cierta pendiente. Numerosos autores han demostrado la existencia de procesos de transporte de materiales de alteración de la roca, agua, sales y materiales biológicos diversos ladera abajo (Bernáldez y Pineda 1980; Bernáldez *et al* 1981; Sastre *et al.* 1982; Pineda 1989). En concreto, en laderas del centro de la Península Ibérica con zonas de pastizal se han realizado numerosos estudios que demuestran que ciertas variables edáficas como pH, contenido en arena, arcilla, materia orgánica, nitrógeno, humedad edáfica etc. varían a lo largo de la ladera (García Novo 1968) de manera que existe un flujo de las zonas altas que se comportan como fuente a las zonas bajas que actúan como sumidero.

En segundo lugar los dos sistemas están conectados por medio de los herbívoros. Como se ha demostrado en el apartado IV.5, aunque lógicamente la intensidad de uso es muy diferente en montes que en pastizales, estos animales no restringen su uso a uno de los sectores, sino que se mueven a lo largo de la frontera. Resulta difícil precisar cuales son las características asociadas a la presencia de un tipo u otro de herbívoros en las localidades estudiadas. Aunque parece que el tipo de comunidad florística (apartado V.3) en relación a su vez con la biomasa del matorral o la cobertura de herbáceas en el pastizal (apartado V.6) puede tener alguna influencia, lo cierto es que probablemente sean las prácticas tradicionales de uso las que determinen el tipo y la intensidad de la gestión. De hecho, los principales consumidores de estas zonas (ovejas y vacas) son herbívoros domésticos cuya presencia y densidad está regulada por el hombre. De esta manera las tradiciones ganaderas de una zona o los cambios de uso que puedan producirse van a condicionar en gran medida el mayor o menor uso. En cuanto a los conejos, principales herbívoros silvestres de estas zonas, no está clara su preferencia por un tipo determinado de monte o pastizal. Su densidad y en concreto su distribución en la frontera está relacionada con la presencia de otros herbívoros como ovejas o vacas aunque las prácticas cinegéticas (de las que no tenemos constancia) deberán también influir notablemente en estas poblaciones.

En este sentido los herbívoros juegan un papel primordial en estas zonas por varios motivos. En primer lugar como reguladores de la diversidad al aumentar la

producción y disminuir la competencia interespecífica. En segundo lugar por su papel como vectores en los flujos horizontales de energía (materia orgánica y nutrientes aportados por los excrementos) e información (dispersores de semillas).

VIII. Conclusiones

Se exponen a continuación de forma resumida las principales conclusiones obtenidas del desarrollo del presente trabajo:

Con respecto al planteamiento del trabajo y la metodología empleada se concluye que:

1- Los estudios de fronteras deben basarse en análisis a múltiples escalas ya que regularidades observadas a una escala determinada pueden dejar de serlo al ampliar o reducir esta. En este contexto se plantea la necesidad de abordar estudios sobre los flujos de materia, energía e información a través de las fronteras.

2- La nueva metodología propuesta para determinar el nivel de corte en un dendrograma, basada en la utilización de la formula de la amplitud de nicho promedio, es apropiada en el tratamiento de datos biológicos, proporcionando el número de grupos que mejor sintetizan la heterogeneidad existente en un conjunto amplio de observaciones.

3- El biovolumen (estimado como el producto de la cobertura por la altura de la planta) es la medidas estructural sencilla más idónea para estimar la biomasa aérea de las especies leñosas del área de estudio. Su relación con el peso seco es generalmente

alométrica. Las funciones calculadas sin transformaciones previas de los datos son las que permiten unos mejores ajustes.

Con respecto a las características generales de los sectores de monte y pastizal que forman las fronteras se concluye que:

4- Mosaicos de unidades de monte y pastizal como los aquí estudiados permiten el mantenimiento de valores muy elevados de diversidad de especies tanto en las zonas de monte como en las de pastizal. Aunque los pastizales tienen por termino medio más diversidad que las zonas de monte, los valores más altos de se han medido en los segundos. Los pastizales aunque más diversos presentan una menor variedad en cuanto a tipos de comunidades que los montes. El uso de los herbívoros principalmente en las zonas de pastizal se plantea como el factor responsable de su alta diversidad a la vez que de su homogeneización.

5- La regulación de la diversidad en montes y pastizales responde a procesos muy diferentes. Los pastizales más homogéneos que los montes pero de mayor diversidad responden fundamentalmente a factores relacionados con el uso por parte de los herbívoros siendo relativamente independientes de otros factores bióticos y abióticos. Por el contrario las zonas de monte están condicionadas por un conjunto amplio de parámetros (biomasa acumulada, estructura florística) que responden fundamentalmente a procesos naturales (climáticos, sucesionales, etc.). En las zonas de monte las variables que determinan los valores de diversidad son la tensión existente (biomasa acumulada) y la variación de la composición florística, relacionada con la posición altitudinal y longitudinal en el área de estudio. La relación con la tensión es unimodal de manera que existe un valor óptimo para el que se obtienen los valores máximos de diversidad. En las zonas de pastizal la diversidad está regulada por la intensidad de uso de herbívoros, principalmente ganado vacuno y por la presencia de especies leñosas.

6- No existe asociación espacial entre los distintos tipos de montes y pastizales que aparecen en contacto en el área de estudio. La configuración espacial del paisaje no parece pues estar relacionada con las interacciones y flujos establecidos entre sistemas. Estos resultados ponen de manifiesto la dificultad de encontrar patrones que expliquen la configuración del paisaje en el área de estudio. El desigual grado de explotación fundamentalmente ganadera de uno y otro sector (monte o pastizal) podría ser responsable de la falta de coocurrencia espacial, al enmascarar las regularidades ecológicas derivadas de los flujos de materia y energía a través de la frontera. La notable extracción de energía en el pastizal por el uso humano (ganadería, extracción de biomasa etc.) puede ser el factor que determina sus peculiares condiciones florísticas en

mayor medida que aquellos derivados de posibles intercambios de materia y energía con el monte vecino.

7- Los análisis florísticos de las zonas de frontera indican que estas se estructuran en dos zonas que corresponden con los sectores definidos fisionómicamente como monte y pastizal (organización de grano grueso). Procesos derivados probablemente de la gestión ganadera, son los responsables de la definición de estas unidades, indicando que la gestión del territorio estudiado se realiza principalmente a una escala fisionómica de poco detalle espacial originando un paisaje heterogéneo con grandes unidades o manchas de vegetación. Internamente, dentro del monte y el pastizal, otros factores que actúan a escalas de mayor detalle dan lugar a una organización de las especies de grano fino.

8- Los procesos asociados a la escala de gestión no explican convincentemente los cambios observados en los valores de riqueza de la vegetación. Los cambios de riqueza responden con preferencia a factores que actúan a escalas espaciales de mucho detalle y no tanto a la escala fisionómica que divide la frontera en dos grandes manchas.

9- La riqueza vegetal de las zonas de monte y pastizal muestra una relación positiva y significativa con la disminución del nicho espacial de la vegetación. Esto es cierto tanto para la riqueza de plantas herbáceas como para leñosas aunque la relación es siempre mayor en las segundas. La intensidad de la relación anterior depende de la escala de detalle espacial considerada. La relación no muestra su máxima intensidad al considerar la heterogeneidad generada por los grandes sectores de monte y pastizal de que consta el paisaje -escala fisionómica- sino a una escala espacial de mayor detalle.

Con respecto a las características de la frontera se puede concluir que:

10- En las zonas de contacto entre monte y pastizal existe una distribución espacial de los herbívoros domésticos y silvestres (ovejas, vacas y conejos) que permite una alta organización en el reparto de los recursos. La distribución de los herbívoros está determinada por el tamaño de estos. Los herbívoros más grandes (vacas) utilizan las zonas donde se desarrollan los mejores pastizales desplazando a otros herbívoros más pequeños (ovejas y conejos) hacia las zonas de monte. En cuanto a su papel en la regulación de la diversidad, también se observa esta relación con el tamaño del herbívoro. Los herbívoros de gran tamaño únicamente presentan relación con los valores de diversidad a escalas de poco detalle. Herbívoros de menor tamaño (ovejas y

fundamentalmente conejos), mas selectivos en cuanto a su dieta presentan relación con la diversidad a escalas más detalladas.

11- Los conceptos de ecotono y ecoclina además de ser relativos a la escala de análisis, son dependientes del parámetro utilizado para su identificación. Así, una zona de frontera puede responder a una situación de ecotono desde el punto de vista de la vegetación, pero la diversidad sin embargo variar en forma de ecoclina. La existencia de un cambio fisionómico en el territorio no implica necesariamente un cambio en las propiedades biológicas o ecológicas (composición florística, biomasa, diversidad).

12- Se plantea que las fronteras de baja tensión florística y termodinámica tienen una mayor permeabilidad que permite la existencia de flujos horizontales de materia y energía que tienden a igualar los dos sistemas a la vez que a estabilizarlos obteniendo en ambos casos altos valores de diversidad. Por el contrario en situaciones de alta tensión la conexión entre los dos sistemas está limitada. Los flujos verticales se centran en un lado de la frontera (el pastizal) aumentando las diferencias entre los dos sistemas, limitando los flujos horizontales entre los dos sectores. El resultado son situaciones de menor estabilidad que repercuten en la diversidad del sistema.

13- La variación interna de la diversidad, composición florística y biomasa de especies leñosas en las fronteras, permite definir tres modelos principales de contactos monte-pastizal. La tensión generada en la frontera y la gestión de la zona (parámetros que a su vez están relacionados entre sí) son las principales parámetros de variación en el rango de posibilidades. El aumento de la tensión (biomasa acumulada) y el tiempo de abandono influyen negativamente en la diversidad.

14- El desigual grado de explotación ganadera a la que están sometidos los dos sectores que forman la frontera y la exportación de energía por parte de los herbívoros en la zona de pastizal se propone como el factor responsable de atenuar los flujos entre ambos sistemas que determinan la falta de regularidades observadas entre ambos sistemas.

IX. Referencias Bibliográficas

- Cody, M. L.** 1975 2. Towards a theory of continental diversities: bird distribution over mediterranean habitat gradients. Pp. 214-257 en *Species Diversity in Ecological Communities*, Eds M. L. Cody y J. M. Diamond. Cambridge Mass: Belknap Press of Harvard University Press.
- Collins, W. B.** 1981. Habitat preference of mule deer as rated by pellet-group distribution. *J. Wildl. Manag.* 45:.
- Connell, J. H.** 1978. Diversity in tropical forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer.** 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Nat.* 111:1119-1144.
- Cook, C.** 1960. The use of multiple regression and correlation in biological investigations. *Ecology* 41:556-560.
- Cooper, J. R., J. W. Gilliam, R. B. Daniels y W. P. Robarge.** 1987. Riparian areas as filters for agricultural sediments. *Soil. Sci. Soc. Am* 51:.
- Cordier, B.** 1965. *L'analyse factorielle des correspondences*. Rennes: Rhéne 3eme cycle.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton.** 1992. Species interaction, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J. of animal Ecology* 61:1-12.
- Currie, D. J.** 1981. Energy and land-sacle patterns of animals and plant species richness. *American Naturalist* 137:.
- Currie, D. J. y V. Paquin.** 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329:326-327.
- Davis, S. D. y Mooney.** 1985. Comparative water relations of adjacent california shrub and grassland communities. *Oecologia* 66:522-529.
- Day, R. W. y G. P. Quinn.** 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monograph* 59:433-463.
- de Migue, J. M., M. A. Casado, A. Gómez Sal y F. D. Pineda.** 1991. Herbivores influence on the quality and structural evolution on a dehesa pasture in Central Spain. Pp. 134-138 en *Grassland facing the energy crisis* [In], Eds F. M. Borba y J. M. Abreu. Lisboa: S.P.P.S.
- de Miguel, J. M.** 1989. Estructura de un sistema silvopastoral de dehesa. Tesis Doctoral. Madrid: Facultad de Biología. Universidad Complutense.
- de Pablo, C. L., A. Gómez Sal y F. D. Pineda.** 1987. Elaboration automatique d'une cartographie ecologique et son evaluation avec des parametres de la theorie de l'information. *L'Espace Geographique* 2:115-128.
- de Pablo, C. L., B. Peco, E. F. Galiano, J. P. Nicolás y F. D. Pineda.** 1982. Space-time variability in mediterranean pastures analysed with diversity parameters. *Vegetatio* 50:113-125.
- de Pablo, C. L., P. Martín de Agar, A. Gómez Sal y F. D. Pineda.** 1988. Descriptive capacity and indicative value of territorial variables in ecological cartography: spectra and profiles of mutual information. *Landscape Ecology* 1:203-211.
- Dean, R., J. E. Ellis, R. W. Rice y R. E. Bement.** 1975. Nutrient removal by cattle from shoert grass prairies. *J. Appl. Ecol.* 12:25-29.
- Delcourt, H. R., P. A. Delcourt y T. Webb.** 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetation change in space and time. *Quaternary Science Review* 1:153-175.
- Delcourt, H. y P. Delcourt.** 1988. Quaternary landscape ecology: relevant scales in space and time. *Landscape ecology* 2:23-44.
- Delcourt, P. A. y H. R. Delcourt.** 1987. *Long term forest dynamics on the temperate zone: Ecological Studies* 63. New York: Springer-Verlag.
- Delcourt, P. A. y H. R. Delcourt.** 1992. Ecotone dynamics in space and time. Pp. 18-53 en *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.

- di Castri, F. 1991. Ecosystem evolution and global change. Pp. 189-217 en *Perspectives on biological complexity*, Eds O. T. Solbrig y G. Nicolis. Vol. Monograph series N° 6. Paris, France: IUBS press.
- di Castri, F. y A. J. Hansen. 1992. The environment and development crises as determinants of landscape dynamics. Pp. 5-18 en *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.
- di Castri, F., A. J. Hansen and M. M. Holland, Eds. 1988a. A new look at ecotones: Emerging International Project on Landscape Boundaries. Vol. special issue 17. Paris, France: Biol. Int. IUBS.
- di Castri, F., A. J. Hansen y M. M. Holland. 1988b. Preface. Pp. 1-8 en *A new look at ecotones: Emerging International Project on Landscape Boundaries*, Eds F. di Castri, A. J. Hansen y M. M. Holland. Vol. special issue 17. Paris, France: Biol. Int. IUBS.
- Diamond, J. M. 1988. Factors controlling species diversity: Overview and synthesis. *Ann. Missouri. Bot. Gard* 75:117-129.
- Diamond, J. M. 1976. Pp. 616-628 en *Relaxation and differential extinction on land-bridge islands: application to nature preserves*, Proc. 16th Int. Ornith. Congr.
- Diamond, J. M. y M. E. Gilpin. 1983. Biogeographic umbilici and the evolution of the Philippine avifauna. *Oikos* 41:307-321.
- Dillon, W. R., M. Goldstein. 1984. *Multivariate Analysis. Methods and applications*. New York: John Wiley and son.
- Dirby, P. G. N., R. A. Kempton. 1987. *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. London: Chapman and Hall.
- Dirzo, R. 1985. The role of the grazing animal. Pp. 343-355 en *Studies of plant demography*, Eds J. White. Londres: Academic Press.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Science* 38:209-221.
- Dony, J. C. 1963. The expectation of plant records from prescribed areas. *Watsonia* 5:377-385.
- Douchafour, P. 1975. *Manual de edafología*. Barcelona: Toray-Masson.
- Douchafour, P. 1975. *Manual de edafología*. Barcelona: Toray-Masson.
- Draper, R. N., H. Smith. 1966. *Applied regresion analysis*. New York: Wyley.
- During, H. J. and J. H. Willems. 1984. Diversity models applied to a chalk grassland. *Vegetatio* 57:103-114.
- During, H. J., M. J. A. Werger y H. J. Willems, Eds. 1988. Diversity and pattern in plant communities. The Hague: SPB Acad. Publ.
- Edward, P. J. y S. Hollis. 1982. The distribution of excreta on New Forest grassland used by cattle, ponies and deer. *J. Appl. Ecol.* 19:953-964.
- Elsworth, S. 1996. *Acid rain*. London: Pluto Press.
- Etienne, M. 1989. Non-destructive methods for evaluating shrub biomass: a review. *Acta OEcol. OEcol. Applic* 10:115-128.
- Eybergen, F. A. y R. S. Groot. 1988. *Landscape ecological impact of Climate change, LICC Project*. Progress report, Phase two, B. ed. Utrecht & Ammsterdam: Agricultural University of Wageningen.
- Faith, D. P., M. P. Austin, L. Belbin y C. R. Margules. 1985. Numerical classification of profile attributes in environmental studies. *Journal of environmental management* 20:73-85.
- Faith, D., P. R. Minchin y L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust of ecological distance. *Vegetatio* 69:57-68.
- Feith, G. P. 1983. Asymmetric binary similarity measures. *Oecologia* 57:287-290.
- Fernández Guillén, D. 1993. Estudio comparativo de la vegetación leñosa de un área representativa de la Sierra de Guadarrama. Tesis Doctoral. Madrid: Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense.
- Firbank, L. G. y A. R. Watkinson. 1990. On effects of competition: From monocultures to mixtures. Pp. 165-192 en *Perspectives on Plant Competition*, eds J.B. Grace & D. Tilman. Academic Press ed. San Diego, California:
- Fischer A. G. 1961. Latitudinal variations in organic diversity. *American Scientist* 49:50-74.

- Font Tullot, I.** 1983. *Climatología de España y Portugal*. Madrid: Publ. Inst. Nac. Met. 126 pp.
- Forman, R. T. T., M. Godron.** 1986. *Landscape Ecology*. New York: John Wiley & Son.
- Forman, R. T. T.** 1987. The ethics of isolation, the spread of disturbance, and landscape ecology. Pp. 213-229 en *Landscape heterogeneity and disturbance*, Ed M. G. Turner. New York: Springer-Verlag.
- Forman, R. T. T.** 1991. Landscape corridors: from theoretical foundations to public policy. *Nature Conservation: the role of corridors*, Eds D. Saunders y R. Hobbs. Australia: Surrey Beatty and Son.
- Forman, R. T. T. y J. Boudry.** 1984. Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. *Environmental Management* 8:.
- Forman, R. T. T. y P. N. Moore.** 1992. Theoretical foundations for understanding boundaries in landscape mosaics. Pp. 236-259 en *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.
- Fowler, N.** 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:89-110.
- Frandsen, W.** 1983. Modelling big sagebrush as a fuel. *J. Range Management* 36:596-600.
- Franklin, J. F. y R. T. Forman.** 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: Ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1:5-18.
- Fresco, F. L. M.** 1988. Plant species richness: Numerical explanation and prediction. Pp. 171-181 en *Diversity and pattern in plant communities*, Eds H. J. Dunning, M. J. A. Werger y H. J. Willems. La Haya: Academic Pub.
- Fresco, L. F. M.** 1972. A direct quantitative analysis of vegetational boundaries and gradients. Pp. 99-111 en *Grundfragen und methoden in der Pflanzensoziologie*, Eds E. van der Maarel y R. Tüxen. Den Haag: Ber. Intern. Symp. Rinteln 1970.
- Galiano, E. F., I. Castro y A. Sterling.** 1987. A test for spatial pattern in vegetation using a Monte-Carlo simulation. *Journal of Ecology, UK.* 75:915-924.
- García Alvarez, A.** 1989. Caracterización biológica de los suelos representativos de la región central. Una aproximación al conocimiento de la dinámica del subsistema edáfico en ambientes mediterráneos. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- García Lozano, F., F. G. Bernáldez.** 1963. *Métodos para análisis de las propiedades físicas del suelo. Determinaciones de salinidad en suelos y aguas para riego*. Madrid: Centro de estudios Hidrográficos. Ministerio de Obras Públicas.
- García Novo, F.** 1968. Aplicación de tres diferentes métodos de análisis al estudio conjunto de la vegetación y de los factores ambientales de un pasto en Rodas Viejas (Salamanca). Tesis Doctoral. Madrid: Facultad de Biología. Universidad Complutense.
- García Novo, F., F. G. Bernáldez y A. Gil Criado.** 1969. Essais d'analyse automatique de la végétation et des facteurs du milieu (exemple de la végétation des pâturages oligotrophes de Rodas Viejas -Salamanca-). Sevilla: V. Simposio Flora Europea. Publicaciones de la Universidad de Sevilla.
- Gates, J. E. y J. A. Mosher.** 1981. A functional approach to estimating habitat edge width for birds. *American Midland Naturalist* 105:189-192.
- Gates, J. E. y L. W. Gysel.** 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59:871-883.
- Gentry, A. H.** 1982. Patterns on neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Glenn-Lewin, D. C. y J. M. Ver Hoef.** 1988. Scale, pattern analysis and species diversity in grasslands. Pp. 115-129 en *Diversity and pattern in plant communities*, Eds H. J. , Werger, M.J.A. & Willems, H.J Dunning. The Hague: SPB Acad. Publ.
- Godron, M. y R. T. T. Forman.** 1983. Landscape modification and changing ecological characteristics. Pp. 12-28 en *Disturbance and ecosystems. Components of responses*, Eds H. A. Mooney y M. Godron. New York: Springer.

- Gómez Sal, A., M. A. Rodríguez y J. M. de Miguel.** 1992. Matter transfer and land use by cattle in a dehesa ecosystem of Central Spain. *Vegetatio* 99-100:345-354.
- Gómez Sal, A., M. A. Rodríguez, J. M. de Miguel.** 1991. *Pasture dynamics in a dehesa system: influence of cattle and management*. Montpellier: IVth Internat. Rangeland Congress.
- Good, R.** 1974. *The Geography of the Flowering Plants*. London: Longman.
- Goodman, G. y P. Usher,** Eds. 1989. The full range of responses to anticipated Climatic Change. Stockholm: PNUMA, Global Environment Monitoring System & Beijer Institute.
- Gordon, I. J.** 1989. vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. III Determinants of vegetation community selection. *Journal of Applied Ecology* 26:65-79.
- Gosz, J. R.** 1991. Fundamental ecological characteristics of landscape boundaries. Pp. 8-30 en *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*, Eds M. Hollan, P. Risser y R. Naiman. New York: Chapman & Hall.
- Gosz, J. R.** 1992. Ecological functions in a biome transition zone: translating local responses to broad-scale dynamics. Pp. 54-75 en *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.
- Gosz, J. R. y P. Sharpe.** 1989. Broad scale concepts for interactions of climate, topography and biota at biome transitions. *Landscape Ecology* 3:229-243.
- Grebenscikov, O. S.** 1965. *Dictionary of geobotanical terms*. Moscow:
- Greig Smith, P.** 1957. *Quantitative plant ecology*. London: Butterworths.
- Grime, J. P.** 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344-347.
- Grime, J. P.** 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Grime, J. P.** 1987. Dominant and subdominant components of plant communities. Implications for succession, stability and diversity. Pp. 413-428 in *Colonization. succession and stability*, Eds A. Gray, P. Edwards y M. J. Crawley. Oxford: Blackwell.
- Grubb, P. J.** 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol.Rev* 52:107-145.
- Grubb, P. J.** 1987. Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. Pp. 99-118 en *Organization of communities. Past and present*, Eds J. H. R. Gee y P. D. Giller. Oxford: Blackwell.
- Guillén, D. F.** 1991. Biomasa y arquitectura del matorral de una zona representativa de la Alcarria (Centro de España). Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid.
- Guillen, D., P. De las Heras, P. Herrera y F. D. Pineda.** 1994. Shrub architecture and occupation of space in a mediterranean sclerophyllous shrubland. *Journal of Vegetation Science* 5:497-504.
- Haedrich, R. L., G. T. Rowe y P. T. Polloni.** 1980. The megabenthic fauna in the deep sea south of New England, USA. *Marine Biology* 57:165-179.
- Hansen, A. J. y B. H. Walker.** 1985. The dynamic landscape: Perturbation, biotic response, biotic patterns. *S. African Inst. Ecol. Bull* 4:5-14.
- Hansen, A. J. y F. di Castri.** 1992. *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, New York: Springer Verlag.
- Hansen, A. J., F. di Castri and R. J. Naiman.** 1988a. Ecotones: What and Why? En *A New Look at Ecotones*, Eds F. Di Castri, A. J. Hansen and R. J. Naiman. Vol. Special Issue 17. Mab-Scope.
- Hansen, A. J., F. di Castri y P. G. Risser.** 1988b. A new Scope project. Ecotones in changing environments: The theory and management of landscape boundaries. *A New Look at Ecotones*, Eds F. Di Castri, A. J. Hansen y R. J. Naiman. Vol. Special Issue 17. Mab-Scope.

- Hansen, A. J., P. G. Risser y F. di Castri.** 1992. Epilogue: Biodiversity and ecological flows across ecotones. Pp. 423-439 en *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.
- Hardt, R. A. y R. T. T. Forman.** 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology* 70:1252-1260.
- Harper, J. L.** 1969. The role of predation in vegetation diversity. Pp. 48-62 en *Diversity and stability in ecological systems*, Ed Woodwell G. M. Vol. 22. Brookhaven Symp. Biol.
- Harper, J. L.** 1977. *Population biology of plants*. New York: Academic Press.
- Harris, L. D.** 1984. *The Fragmented Forest*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Harris, L. D.** 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2:330-332.
- Harrison, S., S. J. Ross y J. H. Lawton.** 1992. Beta diversity of geographic gradients in Britain. *J. of Animal Ecology* 61:151-158.
- Helle, E. y P. Helle.** 1982. Edge effect on forest bird densities on offshore islands in the northern Gulf of Bothnia. *Ann. Zool. Fennici* 19:165-169.
- Henderson, I. F., W. D. Henderson, J. H. Kenneth.** 1953. *A dictionary of scientific terms*. New York:
- Herben, T.** 1992. Ecotone. Basic building unit of sandstone ecosystems of northern Bohemia. *Ekologia-CSFR-Ecology-CSFR* 11:287-291.
- Hernando, V. y P. Sanchez Conde.** 1954. Estudio del pH en suelos de distintas características. *An. Edaf y Fis. Veg* 13:735-766.
- Hill, R. S.** 1980. A stopping rule for partitioning dendrograms. *Bot. Gaz* 141:321-324.
- Hitchcock, H. C. & Mc Donnell, J.D.** 1979. *Biomass measurements: a synthesis of the literature*. Norris Tennessee Valley Authority., 59 pp.:
- Hobbs, E. R.** 1986. Characterizing the boundary between California annual grassland and coastal sage scrub with differential profiles. *Vegetatio* 65:115-126.
- Hobbs, R. J. and H. A. Mooney.** 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology* 75:59-68.
- Hofmann, R. R.** 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78:443-457.
- Hogeweg, P.** 1976. Iterative character weighting in numerical taxonomy. *Computers in Biology and Medicine* 6:199-211.
- Holland, M. M.** 1988. SCOPE-MAB technical consultations of landscape boundaries: Report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones, January 5-7 1987, Paris, France. *A new look at ecotones:Emerging International Project on Landscape Boundaries*, Eds F. di Castri y A. J. Hansen. Special issue ed. Paris, France: Biol. Intl. IUBS.
- Houssard, C. J., J. Escarr y F. Romane.** 1980. Development of species diversity in some Mediterranean plant communities. *Vegetatio* 43:59-72.
- Howard, R. J. y J. S. Larson.** 1985. A stream habitat classification system for beaver. *J. Wildl. Manage.* 49:19-25.
- Huston, M.** 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113:82-101.
- Huston, M.** 1980. Soil nutrients and tree species in Costa Rican forest. *Journal of Biogeography* 7:147-157.
- Huston, M.** 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann.Rev.Ecol.Syst* 16:149-177.
- Huston, M.** 1994. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hutchinson, G. E.** 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat* 95:137-145.
- IGME.** 1972. *Mapa Geológico de España . Hojas 38, 39, 44, 45, 46, 50, 51, 52, 53. E: 1:200.000.*

- Istock, C. A. y S. M. Scheiner. 1987. Affinities and high-order diversity within landscape mosaics. *Evolutionary Ecology* 1:11-29.
- Jaccard, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Doc. Vaud. Sci. Nat* 44:223-270.
- Jackson, B. D. 1928. *A glossary of botanic term*. London.
- Jackson, J. K. y Fisher S. G. 1986. Secondary production, emergence, and export of aquatic insect of a Sonoran Desert stream. *Ecology* 67:629-638.
- Jagomägi, J., M. Külvik, Ü. Mander y V. Jacuchno. 1988. The structural-functional role of ecotones in the landscape. *Ekologia (CSSR)* 7: 81-94.
- Jenik, J. 1992. Ecotone and ecocline: two questionable concepts in ecology. *Ekologia (CSFR)* 11:243-250.
- Jiménez Ballesta, R. y A. Guerra. 1975. Evolución de suelos con la altitud en la vertiente sur de la Sierra de Guadarrama. *An. Edaf. Agrobiol* 34:991-1010.
- Johnson, C. A., J. Pastor y G. Pinay. 1992. Quantitative methods for studying landscape boundaries. Pp. 106-125 en *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.
- Johnson, W. C. 1988. Estimating dispersibility of *Acer*, *Fraxinus* and *Tilia* in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment. *Landscape Ecology* 1:175-187.
- Johnston, C. A. y R. J. Naiman. 1987. Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: the influence of beaver and geomorphology. *Landscape Ecology* 1:47-57.
- Keddy, P. A. 1989. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. *perspectives on plant competition*, Eds J. Grace y D. Tilman. N. Y: Academic Press.
- Kirby, K. J., T. Bines, A. Burn, J. Mackintosh, P. Pitkin y I. Smith. 1986. Seasonal and observed differences in vascular plant records from British Woodlands. *J. Ecol* 74:123-132.
- Kruskal, J. B., M. Wish. 1978. *Multidimensional scaling*. California: Sage.
- Lance, G. N. y W. T. Williams 1968. Note of new information-statistic classification program. *Computer Journal* 11:195-198.
- Lance, G. N. y W. T. Williams. 1966. Pp. paper 12/3 en *Computer program for classification*, Camberra, may. Proc. ANCCAC Conference.
- Lebart, L., J. P. Fenelon. 1971. *Statistique et informatique appliqueés*. Paris: Dunod.
- Lee, C. Y. 1982. Comparison of two correction methods for the bias due to the logarithmic transformation in the estimation of biomass. *Canad. J. Forest. Res* 12:326-331.
- Lefèvre Drouet, E. 1967. *C.R. Acad. Agric* 53:926-932.
- Legendre, L., P. Legendre. 1984. *Ecologie Numerique*. Masson: Presses de l'Université du Québec.
- Leopold, A. 1933. *Game management*. New York, USA: Schribe.
- Levassor, C., M. Ortega y B. Peco. 1990. Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *J. Veg. Sci* 1:339-344.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-67.
- Li, H. y J. F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73:280-284.
- Loucks, O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency and community stability. *Amer. Zoologist* 10:17-25.
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of Northeasternconiferous forests. *Ecology* 39:599-619.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biol.Rev* 40:510-533.
- MacArthur, R. H., Wilson E.O. 1967. *The theory of islands biogeography*. Princenton University Press.

- Maggi, O., A. M. Persians, M.A. Casado, y F.D. Pineda.** 1996. Diversity variability in soil fungi: an experimentally disturbed tropical rain forest. *Mycologia* (en revisión)
- Magurran, A. E.** 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Barcelona: Vedra.
- Malo, J. E.** 1995. La endozoocoria por mamíferos herbívoros en una dehesa del centro de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias Biológicas: Universidad Autónoma de Madrid.
- Marañón, T.** 1986. Plant species richness and canopy effect in the savana-like dehesa of SW Spain. *Ecología Mediterránea* 12:131-141.
- Marañón, T.** 1987. Seminario sobre dehesas y sistemas agrosilvopastorales similares. MaB. *Diversidad y mecanismos de coexistencia en los pastos mediterráneos*, Madrid-Extremadura-Andalucía, 1987.
- Margalef, R.** 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* 97:357-372.
- Margalef, R.** 1969. Diversity and stability: A practical proposal and a model of interdependence. *Diversity and stability in ecological systems*, Ed G. M. Woodwell. Brookhaven Symp.
- Margalef, R.** 1974. *Ecología*. Barcelona: Omega.
- Margalef, R.** 1991. Reflexiones sobre la diversidad y significado de su expresión cuantitativa. *Diversidad Biológica/Biological Diversity*, Eds F. D. Pineda, J. M. Casado y J. Montalvo. Madrid: Fund. Areces-SCOPE-WWF.
- Martín de Agar, P., C. L. D Pablo y F. D. Pineda.** 1995. Mapping the ecological structure of a territory: a case study in Madrid (Central Spain). *Environmental Management* (en revisión)
- Martínez Fernández, J., F. Alonso Sarria, V. Espinosa y A. Javaloy.** 1991. El matorral semiarido del sureste de España. Aportación metodológica para su evaluación. *Studia Ecologica* 8:97-105.
- Matlack, G. R.** 1993a. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66:185-194.
- Matlack, G. R.** 1993b. Sociological edge effects: spatial distribution of human impact in suburban forest fragments. *Journal of Environmental Management* 17:829-835.
- McArthur, R. W., E. O. Wilson.** 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- McCoy, E. D. y E. F. Connor.** 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution* 34:193-203.
- Meentemeyer, V. y E. O. Box.** 1987. Scale effects in Landscape studies. Pp. 15-34 en *Landscape heterogeneity and disturbance*, Editor G. M. Turner. New York, USA: Springer Verlag.
- Mehlich, A.** 1948. Determination of cation and anion exchange properties of soils. *Soil Sci* 114:185-193.
- Menghi, M., B. Peco and F. D. Pineda.** 1993. Spatial organization of gneissic grasslands related to relief and soil variability. *Ber. Geobot. Institut EHT, Stiftung Rübél, Zürich* 106-123.
- Menghi, M., B. Peco y F. D. Pineda.** 1993. Spatial organization of gneissic grasslands related to relief and soil variability. *Ber. Geobot. Institut EHT, Stiftung Rübél, Zürich* 106-123.
- Menghi, M., M. Cabido, B. Peco and F. D. Pineda.** 1989. Grassland heterogeneity in relation to lithology and geomorphology in the Cordoba Mountains, Argentina. *Vegetatio* 84:133-142.
- Merino, O., M. P. Martín, A. Martín y J. Merino.** 1990. Successional and temporal changes in primary productivity in two mediterranean scrub ecosystems. *Acta Oecologica* 11:103-112.
- Merriam, G.** 1990. Ecological processes in the time and space of farmland mosaic. Pp. 121-133 en *Changing landscape: an ecological perspective*, Eds I. S. Zonneveld y R. T. T. Forman. New York: Springer-Verlag.

- Merriam, G.** 1991. Corridors and connectivity: animal populations in heterogeneous environments. Pp. 133-142 en *Nature Conservation: the Role of Corridors*, Eds D. Saunders y R. Hobbs. Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty Pty.
- Milligan, G. W. y M. C. Cooper.** 1985. An examination of procedures for determining the number of clusters in a data set. *Psychometrika* 50:159-179.
- Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.** 1986. *Mapa de cultivos y aprovechamientos. Hojas de Madrid, Avila, Toledo y Cáceres 1:200.000*. Madrid: MAPA.
- Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.** 1993. *Métodos oficiales de análisis*. Secretaría General Técnica. MAPA.
- Molga, M.** 1983. *Agricultural meteorology*. Warsaw, Poland: Panstowowe Wydawnictwa Rolne i Lesne.
- Montalvo, J.** 1992. Estructura y función de pastizales mediterráneos. Tesis Doctoral. Madrid: Universidad Complutense.
- Montalvo, J., Ramírez Sanz, L., Casado, M.A., Levassor, C., Peco, B. & Pineda, F.D.** 1988. *Recovery of disturbed ecosystems along an environmental gradient*. Internat. Symp. I.A.V.S. Progress in Theoretical Vegetation Science. Viena (Austria). Abstracts, 1 pp.
- Montalvo, J., M. A. Casado, C. Levassor y F. D. Pineda.** 1991. Adaptation of ecological systems: compositional patterns of species and morfological and functional traits. *Journal of Vegetation Science* 2:655-666.
- Montalvo, J., M. A. Casado, C. Levassor y F. D. Pineda.** 1993. Patterns in Species Diversity on Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 4:213-222.
- Mooney, H. A.** 1977. *Convergent evolution in Chile and California: Mediterranean climate ecosystem*. Stroudsburg, Pennsylvania: US/IBP Syntesis serie 5. Dowden. Hutchinson & Ross.
- Mooney, H. A.** 1991. Biological response to climatic change: a agenda for research. *Ecological Application* 1:112-117.
- Moore, D. R. J. y P. A. Keddy.** 1989. The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale. *Vegetatio* 79:99-106.
- Moravec, J.** 1983. Red list of plant communities of the Czech Socialist Republic and their endargement. *Litomerice*
- Naveh, E., A. S. Lieberman.** 1990. *Landscape Ecology. Theory and application*. Ney York: Springer-Verlag.
- Naveh, R. y R. H. Whittaker.** 1979. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio* 41:171-190.
- Neff, D. J.** 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census and distribution: a review. *J. Wildl. Manag.* 32:597-614.
- Neilson, R. P.** 1992. Climatic constraint and issues of scale controlling regional biomes. *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*, Eds M. Holland, P. Risser y R. Naiman. New York: Chapman and Hall.
- Neilson, R. P., G. A. King, R. L. De Velice y J. M. Lenihan.** 1992. Regional and local vegetation patterns: the responses of vegetation diversity to subcontinental air masses. Pp. 129-150 en *Landscape Boundaries. Consecuencias for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.
- Netter, J., W. Wasserman.** 1974. *Applied linear statistical models*. Irwin, Inc. Honewood, Ill.
- Nicholson, S. A. y C. D. Monk.** 1974. Plant species diversity in old-fields succession on the Georgia Piedemont. *Ecology* 55:1075-1085.
- Nicolás, J. P., Z. Nieto, P. G. Cabrera, J. M. Fernández-Palacios y F. J. Ferrer.** Variación de la correlación entre la diversidad y el biovolumen de la vegetación sobre un gradiente altitudinal. *Diversidad biológica- Biological diversity*,

- Eds F. D. Pineda, M. A. Casado, J. M. de Miguel and J. Montalvo. Madrid: Fundación Ramón Areces.
- Odum, E. P.** 1971. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia/London
- Odum, E. P.** 1972. *Ecología*. México: Interamericana.
- Odum, E. P.** 1975. La diversidad como función del flujo de energía. *Unifying concepts in ecology*, W. H. van Dobben y R. H. Lowe-McConnell. Junk, La Haya: Ed. española, 1980, Conceptos unificadores en ecología, 14-18. Blume, Barcelona.
- Odum, E. P.** 1987. Reduced-input agriculture reduces nonpoint pollution. *J. Soil Water Conserv.* 42:412-414.
- Ortega, M.** 1994. Papel de los bancos de semillas en pastizales mediterráneos: variabilidad espacio-temporal y respuesta al abandono del pastoreo. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- O'Neil, R. V., D. L. de Angelis, J. B. Waide, T. F. H. Allen.** 1986. *A hierarchical concept of the ecosystem*. Princenton, New Jersey: Princenton University Press.
- Palmer, M. W. y E van der Maarel.** 1995. Variance in species richness, species association, and niche. *Oikos* 73:203-213.
- Pastor, J. y J. G. Bockheim.** 1981. Biomass and production of an aspen mixed hardwood-spodosol ecosystem in northern Wisconsin. *Canad. J. Forest. Res* 11:132-138.
- Pauliukevicius, G.** 1978. *Evaluation of forest role for ecological optimization of Hilly landscape of Lithuania SSR*. Vilnius, Lithuanian SSR: Pergale.
- Payandeh, B.** 1981. Choosing regression models for biomass prediction equations. *Forest. Chron.* 57:229-232.
- Peco, B.** 1982. Dinamismo espacio-temporal en un pastizal mediterráneo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid.
- Peco, B.** 1989. Modelling Mediterranean pasture dynamics. *Vegetatio* 83:269-276.
- Peco, B., C. Levassor y F. D. Pineda.** 1983. Diversité et structure spatiale des paturages méditerranéens en cours de succession. *Ecol. Medit.* :223-233.
- Peet, R. K.** 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Sistem* 5:285-307.
- Peet, R. K. y N. L. Christensen.** 1988. Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. Pp. 223-245 en *Diversity and patterns in plant communities*, Eds H. J. Dunning, M. J. A. Werger y H. J. Willems. La Haya: Academic Pub.
- Perez Corona, M. E. and J. Stuefer.** 1996. Influence of the spatial scale on the measure of species diversity and heterogeneity in a dune slack grassland. (*en revisión*)
- Petratis, P. S., R. E. Latham y R. A. Niesenbaum.** 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology* 64:393-418.
- Phipps, M.** 1981. Entropy and community pattern analysis. *J. theor. Biol* 93:253-273.
- Phipps, M., J. Baudry and F. Burel.** 1986b. Dynamique de l'organisation écologique d'un paysage rural: Modalités de la désorganisation dans une zone péri-urbaine. *C. R. Acad. Sci. Paris* III:263-268.
- Phipps, M., J. Baudry y F. Burel.** 1986a. Dynamique de l'organisation écologique d'un paysage rural: les niches paysagiques. *C. R. Acad. Sci. Paris* III:691-696.
- Pianka, E. R.** 1966. Latitudinal gradient in species diversity: a review of concept. *The American Naturalist* 100:33-45.
- Pianka, E. R.** 1967. On lizard species diversity: North America flatland deserts. *Ecology* 48:333-350.
- Pianka, E. R.** 1978. *Evolutionary Ecology*. New York: Harper & Row. (3rd edition 1983).
- Pielou, E. C.** 1966. The measurement of diversity in different types of biological collection. *J. Theor. Biol.* 13:131-144.
- Pielou, E. C.** 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York:
- Pielou, E. C.** 1975. *Ecological Diversity*. New York: John Wiley.

- Pignatti, E.** 1987. Alpine grasslands and the effect of grazing. *Vegetation ecology and creation of new environments*, Eds A. Miyawaki, A. Bogenrieder, S. Okuda y J. White. Tokyo: Tokai University Press.
- Pineda, F. D.** 1975. Estudio numérico del matorral del área de Cercedilla y Navacerrada (Sierra de Guadarrama). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas: Universidad de Sevilla.
- Pineda, F. D.** 1989. *Ecología I. Ambiente físico y organismos vivos*. Madrid: Editorial Síntesis.
- Pineda, F. D. y B. Peco.** 1988. Pastizales adehesados del área del Pardo. *Mundo Científico (La Recherche)* 79:386-395.
- Pineda, F. D., C. L. de Pablo, M. A. Casado y J. M. de Miguel.** 1988. Ecological structures recognized by means of entropy analysis: assessment of differences between entropy values. *J. theor. Biol* 135:283-293.
- Pineda, F. D., F. González Bernáldez y J. P. Nicolás.** 1979. Descripción automática de la vegetación. III. Clasificación y ordenación simultáneas de datos cualitativos. *Anales de Edafología y Agrobiología* 38:2207-2224.
- Pineda, F. D., J. P. Nicolás, A. Pou y E. F. Galiano.** 1981a. Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain. *Vegetatio* 44:165-176.
- Pineda, F. D., J. P. Nicolás, M. Ruiz, B. Peco y F. G. Bernáldez.** 1981b. Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du centre de la péninsule ibérique. *Vegetatio* 47:267-277.
- Pineda, F. D., M. A. Casado, B. Peco, C. Olmeda y C. Levassor.** 1987. Temporal changes in therophytic communities across the boundary of disturbed-intact ecosystems. *Vegetatio* 71:33-39.
- Pons, X.** 1990. Dinàmica de la vegetació en una zona de la Serra de Collserola durant vin-i-quatre anys. *Orsis* 5:13-21.
- Popma, J., L. Mucina, O. van Tongeren y E. van der Maarel.** 1983. On the determination of optimal levels in phytosociological classification. *Vegetatio* 52:65-75.
- Pratt, P. F.** 1965. *Methods of Soil Analysis. Part 2*. American Society of Agronomy.
- Preston F. W.** 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43:185-215.
- Proctor, M. C. F.** 1974. Ordenation, classification and vegetational boundaries. Pp. 75-80 en *Tatsachen und probleme der grenzen in vegetation*, Eds W. H. Sommer y R. Tüxen. J. Cramer, Lehre: Ber. Sym. Intern. Ver. Vegetationskde, Rinteln 1968.
- Puerto, A., M. Rico, M. D. Matias y J. A. Garcia.** 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *J. Veg. Sci* 1:445-452.
- Rapoport, E. H.** 1982. *Areography: Geographical strategies of species*. New York: Vol. 1. Pergamon.
- Ratkowsky, D. A. y G. N. Lance.** 1978. A criterion for determining the number of groups in a classification. *Australian Computers J* 10:115-117.
- Rescia, A. J., M. F. Schmitz, P. Martín de Agar, C. L. de Pablo y F. D. Pineda.** 1995. Ascribing plant diversity values to historical changes in landscape: a methodological approach. *Landscape and Urban Planning* 31:181-194.
- Rescia, A. J., M. F. Schmitz, P. Martín de Agar, C. L. de Pablo, J. A. Atauri y F. D. Pineda.** 1994. Influence of landscape complexity and land management on woody plant diversity in northern Spain. *J. of Vegetation Science* 5:505-516.
- Ribe, J. N.** 1979. A study of multistage sampling and dimensional analysis of puckerbrush stands. *Univ. of Maine, Bull. Compl. Tree Institute* 1.
- Richards, L. A. y D. C. Moore.** 1952. *Trans. Amer. Geoph. Union* 33:531-540.
- Ricklefs, R. E.** 1979. *Ecology*. Middlesex, U. K: Neilson & Son Ltd. 2nd Edition.
- Risser, P. G., J. R. Karr y R. T. T. Forman.** 1984. Landscape ecology, directions and approaches. *II Illinois Natural History Survey Special Publication* 2:.
- Rivas Martínez, S.** 1987a. Nociones sobre fitosociología, biogeografía y bioclimatología. Pp. 17-46 en *La vegetación de España*, Eds Peinado Lorca y Rivas Martinez. Universidad de Alcalá de Henares.

- Rivas Martínez, S.** 1987b. *Mapas de las Series de Vegetación de España*. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Rivas Martínez, S., F. Fernández González y D. Sánchez Mata.** 1987. El Sistema Central: desde la Sierra de Ayllón a Serra de Estrela. Pp. 421-451 en *La vegetación de España*, Eds Peinado Lorca y Rivas Martínez. Universidad de Alcalá de Henares.
- Rivas Martínez, S., R. P. Abello, F. D. Pineda, F. G. Bernáldez y C. Levassor.** 1981. Comunidades de pastizal del monte de El Pardo. *Studia Oecologica* 2:59-90.
- Rogers, P. M., C. P. Arthur and R. Soriguer.** 1994. The rabbit in continental Europe. *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer*, Eds H. V. Thompson and C. M. King. Oxford: Oxford University Press.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: University Press.
- Rosenzweig, M. L. y Z. Abramsky.** 1993. How are diversity and productivity related? Pp. 52-65 en *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical perspectives*, Eds R. Ricklefs y D. Schluter. Chicago: University of Chicago Press.
- Ruiz Maya, L.** 1986. *Métodos estadísticos de investigación. Introducción al análisis de la varianza*. Madrid: INE.
- Ruiz, J. P. y F. G. Bernáldez.** 1983. Landscape perception by its traditional user: the ideal landscape of Madrid livestock raiser. *Landscape Planning* 9:279-297.
- Ruiz, M.** 1980. Características de la variación de pastizales semiáridos en zonas graníticas del centro de la Península Ibérica. Tesis Doctoral. Madrid: Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma.
- Ryszkowski, L.** 1992. Energy and material flows across boundaries in agricultural landscape. Pp. 270-285 en *Landscape Boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*, eds A. J. Hansen y F. di Castri. New York: Springer-Verlag.
- Ryszkowski, L. y A. Bartoszewicz.** 1989. Impact of agricultural landscape structure on cycling of inorganic nutrients. Pp. 241-246 en *Ecology of arable land*, Eds M. Clarholm y L. Bergström. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Ryszkowski, L. y A. Kedziora.** 1987. Impact of agricultural landscape structure on energy flow and water cycling. *Landscape Ecology* 1:85-94.
- Santos, J. P., Z. Nieto, P. G. Cabrera, J. M. Fernández-Palacios y F. J. Ferrer.** Variación de la diversidad de carábidos sobre un gradiente altitudinal en Tenerife (Islas Canarias). En *Diversidad biológica- Biological diversity*, Eds F. D. Pineda, M. A. Casado, J. M. de Miguel and J. Montalvo. Madrid: Fundación Ramón Areces.
- Sastre, I., R. Jiménez, F. D. Pineda y F. G. Bernáldez.** 1982. Tipología de los suelos en un área representativa de las estribaciones del Guadarrama (cordillera Central): relaciones con la vegetación. *Anales de Edafología y agrobiología* XLI 5-6:851-873.
- Saunders, D. A., G. W. Arnold, A. Burbidge, A. J. M. Hopkins.** 1987. *Nature conservation: the role of remnants of native vegetation*. Chipping Norton (NSW): Surrey Beatty.
- Scheiner, S. M. y J. M. Rey-Benayas.** 1994. Global patterns of plant diversity. *Evolutionary Ecology* 8:331-347.
- Schlaegel, B. D.** 1981. Testing, reporting and using biomass estimation models. Pp. 95-112 en *Proceedings of 1981 Southern Forest Biomass Workshop, June 11-12, 1981*, Clemson University, Clemson, South Carolina. USDA: Forest Serv. Southern For. Expt. Sta. New Orleans.
- Schmid, A.** 1986. Mediterranean annual plants, richness and evolution of the annual flora of Mediterranean basin. *Rotem* 18:57-69.
- Schmid, A. y M. V. Wilson.** 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12:1-20.

- Schmida, A. y S. Ellner.** 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58:29-55.
- Schonewald Cox, C. M. y J. W. Bayless.** 1986. The boundary model: A geographical analysis of design and conservation of nature reserves. *Biological Conservation* 38:305-322.
- Sedlag, U. y E. Weinert.** 1987. Wörterbücher der Biologie. *Ökologie*. Jena
- Sen, A., M. Srivastava.** 1990. *Regression analysis: Theory, methods and applications*. New York: Springer-Verlag.
- Shannon, C. E., W. Weaver.** 1949. *The mathematical theory of communication*. Urbana: Univ. Illinois Press.
- Shimwell, D. W.** 1971. *Description and classification of vegetation*. London: Sidgwick & Jackson.
- Sibson, R.** 1979. Studies in the robustness of multidimensional scaling: perturbational analysis of classical scaling. *J. of the Royal Statistic Society* 41:217-229.
- Smith, W. B., G. J. Brand.** 1983. *Allometric biomass equations for 98 species of herbs, shrubs and small trees*. U.S. For. Serv. Res. Note NC-29.
- Sneath, P. H. A., R. R. Sokal.** 1973. *Numerical Taxonomy*. San Francisco: W.H. Freeman.
- Soil Survey staff.** 1964. *Draft. Subject to change to Soil Classification. A comprehensive System 7 th Approximation, 1960*. USDA.
- Sokal, R. R. y C. D. Michener.** 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ Kansas. Science Bulletin* 38:1409-1438.
- Sorensen, T.** 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Det. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Copenhagen* 5:1-34.
- Soriguer, R. C.** 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L) en Andalucía Occidental. *Doñana Acta Vertebrata* 8:1-379.
- Soriguer, R. C.** 1983. El conejo: papel ecológico y estrategia de la vida en los ecosistemas mediterráneos. Pp. 517-542 en *XV Congreso Internacional de fauna cinegética y silvestre*, Trujillo, 1981.
- Southwood, T. R. E., V. K. Brown y P. H. Reader.** 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. *Bol J. Linne. Soc* 12:327-348.
- Sprent, P.** 1972. The mathematics of size and shape. *Biometrics* 28:23-27.
- Sprugel, D. G.** 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology* 64:209-210.
- Stanek, W., D. State.** 1978. *Equations predicting primary productivity (biomass) of trees, shrubs and lesser vegetation based on current literature*. Canad. Forest. Serv. Pac. For. Res. Cent. Publ. BC-X-183.
- Stevens, G. C.** 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133:240-256.
- Stevens, G. C.** 1992. Spilling over the competitive limits to species coexistence. Pp. 40-58 en *Systematics ecology and the biodiversity crisis*, Eds Niles Eldredge. New York: Columbia University Press.
- Streit, B., R. J. Hobbs y S. Streit.** 1993. Plant distribution and soil chemistry at a serpentine/non serpentine boundary in California. *Plants as biomonitoring. Indicators for heavy metals in the terrestrial environment.*, Editor B. Markert. Weinheim, New York: VCH Publisher, Inc.
- Tate III, R. L.** 1987. *Soil organic matter. Biological and ecological effects*. New York: Wiley.
- Tausch, R. J.** 1989. Comparison of regression methods for biomass estimation of sagebrush and bunchgrass. *Great Basin Naturalist* 49:373-380.
- Tausch, R. J. y P. T. Tueller.** 1988. Comparison of regression methods for predicting singleleaf pinyon phytomass. *Great Basin Naturalist* 48:39-45.

- Tausch, R. J. y P. T. Tueller.** 1989. Evaluation of pinyon sapwood to phytomass relationships over different site conditions. *J. Range Managem* 42:209-212.
- Terborgh, J.** 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist* 107:481-501.
- Thorntwaite, C. W.** 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geog. Rev* 38:55-94.
- Tilman, D.** 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princenton: Princenton University Press.
- Tilman, D.** 1983. Some thoughts on resource competition and diversity in plant communities. Pp. 322-366 en *Mediterranean-type ecosystems, the role of nutrients*, eds F. J. Kruger, D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis. Berlín: Springer.
- Tilman, D.** 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource:light gradient. Pp. 359-380 en *Communny ecology*, Eds Diamond J.M. y Case T.J. New York: Harper & Row.
- Tilman, D.** 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monograph* 57:189-214.
- Tilman, D.** 1988. *Plant strategies and the Dynamic and Structure of Plant Communities*. Princeton, NY: Princeton University.
- Tilman, D.** 1996. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology* 72 (2):350-363.
- Torgerson, W. S.** 1952. Multidimensional scaling: Theory and method. *Psicometrika* 17:401-419.
- Trabaud, L. y J. Lepart.** 1980. Diversity and stability in garrige ecosystem after fire. *Vegetatio* 43:49-57.
- Tritton, L. M., J. W. Hornbeck.** 1982. *Biomass equations for major tree species of the northeast*. USDA Forest. Serv. Gen. Rep. NE-69.
- Turner, J. y N. Long.** 1975. Accumulation of organic matter in a series of douglas-fir stands. *Canad. J. Forest. Res* 5:181-190.
- Turner, M. G. y S. P. Bratton.** 1987. Fire, grazing and the landscape heterogeneity of a Georgia Barrier Island. Pp. 85-101 en *Landscape heterogeneity and disturbance*, Ed M. G. Turner. Ecological Studies 64 ed. New York: Springer-Verlag.
- Urban, D. L., R. V. O'Neil y H. H. Shugart.** 1987. Landscape ecology: a hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *BioScience* 37:119-127.
- Usher, M. B.** 1969. The relation between mean square and block size in the analysis of similar pattern. *J. of Ecology* 57:505-514.
- Usher, M. B.** 1973. *Biological Management and Conservation*. Chapman & Hall.
- van der Maarel, E.** 1974. Small-scale vegetational boundaries; on their analysis and typology. Pp. 75-80 en *Tatsachen und probleme der grenzen in vegetation*, Eds W. H. Sommer y Tüxen R. J. Cramer, Lehre: Ber. Sym. Intern. Ver. Vegetationskde, Rinteln 1968.
- van der Maarel, E.** 1976. On the establishment of plant community boundaries. *Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd* 89:415-443.
- van der Maarel, E.** 1988. Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. Pp. 1-14 en *Diversity and pattern in plant communities*, Eds H. J. During, M. J. A. Werger y H. J. Willems. La Haya: Academic Pub.
- van der Maarel, E. y J. Leertouwer.** 1967. Variation in vegetation and species diversity along a local environmental gradient. *Acta Bot. Neerl* 16:211-221.
- van Leeuwen, C. G.** 1965. Her verband tussen natuulijke en antropogene landschapsvormen, bezien vanuit de betrekkingen in grensmilieu's. *Gortesia* 2:93-105.
- van Leeuwen, C. G.** 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15:25-46.
- Viejo, J. L., J. Martín, E. García Barros y M. L. Munguira.** 1992. Diversidad de mariposas en el Parque Regional del Manzanares (Madrid)

- (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). *Boletín Soc. Portuguesa Entomología supl.* 3:201-211.
- Ward, J. V.** 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystem. *Journal of North America Benthol. Soc.* 8:2-8.
- Watt, A. S.** 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecology* 35:1-22.
- Werger, M. J. A., J. M. W. Louppen y J. H. M. Eppink.** 1983. Species performances and vegetation boundaries along an environmental gradient. *Vegetatio* 52:141-150.
- Westman, E. W.** 1981. Diversity relation and succession in California coastal sage scrub. *Ecology* 62:170-184.
- Whittaker R.H. & Niering, W. A.** 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46:429-452.
- Whittaker, R. H.** (Ed). 1978. Ordination of Plant Communities. La Haya: Junk.
- Whittaker, R. H.** 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountain. *Ecological Monographs* 26:1-80.
- Whittaker, R. H.** 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol.Rev.Cambridge Phil.Soc* 42:207-264.
- Whittaker, R. H.** 1969. Evolution of diversity in plant communities. *Brookhavens Symp. Biol* 22:128-196.
- Whittaker, R. H.** 1970. *Communities and Ecosystems*. London:
- Whittaker, R. H.** 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Whittaker, R. H.** 1975. The design and stability of plant communities. *Unifying concepts in ecology*, Eds W. H. Dobben and Lowe-McConnell R.H. La Haya: Junk.
- Whittaker, R. H.** 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol* 10:1 -67.
- Whittaker, R. H. y G. M. Woodwell.** 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York. *J. Ecol.* 56:1-25.
- Wiens, J. A.** 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:81-120.
- Wiens, J. A., C. S. Crawford y J. R. Gosz.** 1985. Boundary dynamics. A conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45:421-427.
- Wilcove, D. S., C. M. McLellan y A. P. Dobson.** 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology: The science of Scarcity and Diversity*, Editor M. Soulè. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Wilkinson, L.** 1989. *Systat: the system for statistics*. Evanston, I.L: Systat, Inc.
- Williams, C. B.** 1943. Area and the number of species. *Nature* 152:264-267.
- Williams, C. B.** 1964. *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*. Londres: Academic Press.
- Wood, D. H.** 1988. Estimating rabbit density by counting dung pellets. *Aust. Wildl. Res* 15:665-671.
- Yahner, R. H.** 1988. Changes in wildlife communities near edge. *Conservation Biology* 2:333-339.
- Zárate, A., L. Ojeda, J. C. Rebollo, M. P. Perez y C. L. de Pablo.** 1994. Pp. 203-220 en *Homogeneización y fragmentación del paisaje de Madrid*, Barcelona, sept. Proc. II Congreso de Ciencia del Paisaje: Monografies de l'Equip.
- Zolyomi, B.** 1987. Coenotone, ecotone and their role in preserving relic species. *Acta botanica Hungara.* 33:3-18.
- Zonneveld, I. S.** 1984. Landschapsbeeld en landschapsecologie. *Landschap* 1:5-9.
- Zonneveld, I. S.** 1985. Conclusions and outlook of the 1st IALE seminar. *IALE Bull* 7-18.
- Zonneveld, I. S.** 1988. Landscape Ecology and its Application. *Landscape Ecology and Management*, Ed M. R. Moss. Montreal: Polyscience Pub. Ivic.

Anexos

Anexo 1. Relación de especies recopiladas en los muestreos. Nomenclatura según Flora Europaea (Tutin *et al.* 1964-1980) excepto taxones marcados con asterisco (Flora Iberica, Castroviejo *et al.* 1986-93) u otras fuentes indicadas como nota, que se muestra al final del presente anexo.

Adenocarpus complicatus ssp.*aureus* (Cav.)
C. Vicioso.

Aegilops geniculata Roth.

Aegilops neglecta Req. ex Bertol.

Aegilops triuncialis L.

Agrostis castellana Boiss. & Reuter.

Agrostis pourretii Willd.

Agrostis tenerrima Trin.

Agrostis truncatula Parl.

Aira caryophyllea L. (1)

Aira praecox L.

Airopsis tenella (Cav.) Aschersm & Graebner.

Ajuga iva (L.) Schreber.

Alyssum granatense Boiss. & Reuter.

Alyssum minus (L.) Rothm..

Allium pallens L.

Allium vineale L.

Anacyclus clavatus (Desf.) Pers.

Anagallis arvensis L.

Anarrhinum bellidifolium (L.) Willd.

(*)*Anemone palmata* L.

Anchusa undulata L.

Andryala integrifolia L.

Andryala ragusina L.

Anthemis arvensis L.

Anthemis cotula L.

Anthoxanthum aristathum Boiss.

Anthriscus caucalis Bieb.

Anthyllis cornicina L.

Anthyllis lotoides L.

Anthyllis vulneraria L.

Aphanes arvensis L.

Aphanes cornucopioides Lag.

Aphanes microcarpa (Boiss. & Reuter) Rothm.

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.

(*)*Arenaria leptoclados* (Reichenb.) Guss.

Arisarum vulgare Targ.-Tozz.

(*)*Armeria alliacea* (Cav.) Hoffmanns. & Link.

Armoseris minima (L.) Schweigger & Koerle.

Arrhenaterum album (Vahl) W. D. Clayton.

Asparragus acutifolius L.

Asphodelus aestivus Brot.

Asphodelus ramosus L.

Asteriscus aquaticus (L.) Less.

Asterolinon linum-stellellatum (L.) Duby.

Astragalus cymbicarpos Brot.

Astragalus epiglottis L.

Atractilis cancellata L.

Avena barbata Pott ex Link.

Avena sterilis L.

Avenula bromoides (Gonon) H. Scholz.

Bellardia trixago (L.) All.

Bellis annua L.

Bellis perennis L.

<i>Biscutella levigata</i> L.	<i>Centaurea alba</i> L. (2)
<i>Biserrula pelecinus</i> L.	<i>Centaurea melitensis</i> L.
<i>Brachypodium distachyon</i> (Hudson) Beauv	<i>Centaurea ornata</i> Willd.
<i>Brassica barrilieri</i> (L.) Janka.	<i>Centaurea paniculata</i> L. (3)
<i>Briza maxima</i> L.	<i>Centaureum erythraea</i> ssp. <i>majus</i> (Hoffmanns. & Link) Helderis.
<i>Briza media</i> L.	<i>Centaureum maritimum</i> (L.) Fritsch.
<i>Briza minor</i> L.	(*) <i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Dufresne.
<i>Bromus commutatus</i> Schrader.	(*) <i>Cerastium brachypetalum</i> Desportes ex Pers.
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	(*) <i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.
<i>Bromus lanceolatus</i> Roth.	(*) <i>Cerastium pumilum</i> Curtis
<i>Bromus madritensis</i> L.	(*) <i>Cerastium ramossissimum</i> Boiss.
<i>Bromus rigidus</i> Roth.	(*) <i>Cerastium semidecandrum</i> L.
<i>Bromus rubens</i> L.	<i>Cicendia filiformis</i> (L.) Delaubre
<i>Bromus sterilis</i> L.	<i>Cistus albidus</i> L.
<i>Bromus tectorum</i> L.	<i>Cistus crispus</i> L.
<i>Bryonia cretica</i> ssp. <i>dioica</i> (Jacq.) Tutin.	<i>Cistus ladanifer</i> L.
<i>Bupleurum gerardi</i> All.	<i>Cistus laurifolius</i> L.
<i>Calendula arvensis</i> L.	<i>Cistus salvifolius</i> L.
<i>Campanula erinus</i> L.	<i>Cleonia lusitanica</i> (L.) L.
<i>Campanula lusitanica</i> L.	<i>Coleostephus myconis</i> (L.) Reichenb. fil.
<i>Campanula rapunculus</i> L.	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medicus.	<i>Coronilla repanda</i> ssp. <i>dura</i> (Cav.) Coutinho.
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	(*) <i>Corrigiola telephifolia</i> Pourret.
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	<i>Corynephorus canescens</i> (L.) Beauv.
<i>Carex binervis</i> Sm.	<i>Corynephorus fasciculatus</i> Boiss. & Reuter.
<i>Carex distachya</i> Desf.	<i>Crassula tillaea</i> Lester-Garland.
<i>Carex divisa</i> Hudson.	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.
<i>Carex divulsa</i> Stokes.	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.
<i>Carex ovalis</i> Gued.	<i>Crepis vesicaria</i> L.
<i>Carex spicata</i> Hudson.	<i>Crocus carpetanus</i> Boiss. & Reuter.
<i>Carlina corymbosa</i> L.	<i>Crucianella angustifolia</i> L.
<i>Carlina racemosa</i> L.	<i>Crupina vulgaris</i> Cass.
<i>Carum verticillatum</i> (L.) Koch.	

<i>Ctenopsis delicatula</i> (Lag.) Paunero.	<i>Echium vulgare</i> L.
<i>Cucumis myriocarpus</i> Naudin.	<i>Elaeoselinum gummiferum</i> (Desf.) Tutin.
<i>Cuscuta epithymum</i> (L.) L.	<i>Erica arborea</i> L.
<i>Cynara humilis</i> L.	<i>Erica australis</i> L.
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	<i>Erica umbellata</i> L.
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	<i>Erodium botrys</i> (Cav.) Bertol.
<i>Cynosurus echinatus</i> L.	<i>Erodium ciconium</i> (L.) L'Hér.
<i>Cynosurus elegans</i> Desf.	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér.
<i>Cyperus longus</i> L.	<i>Erodium moschatum</i> (L.) L'Hér.
<i>Cytisus multiflorus</i> (L'Hér.) Sweet.	<i>Erophila verna</i> (L.) Chevall.
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link.	<i>Eryngium campestre</i> L.
<i>Cytisus striatus</i> (Hill) Rothm.	<i>Eryngium galioides</i> Lam.
(*) <i>Chaetomychia cymosa</i> (L.) Sweet.	<i>Eryngium tenue</i> Lam.
<i>Chaetopogon fasciculatus</i> (Link) Hayek.	<i>Euphorbia exigua</i> L.
<i>Chamaemelum fuscatum</i> (Brot.) Vasc.	<i>Euphorbia falcata</i> L.
<i>Chamaemelum mixtum</i> (L.) All.	<i>Euphorbia madritensis</i> Boiss.
<i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.	<i>Evax carpetana</i> Lange.
<i>Chamaespartum tridentatum</i> (L.) P. Gibbs.	<i>Evax pygmaea</i> (L.) Brot.
<i>Chenopodium</i> spp.	<i>Festuca ampla</i> Hackel.
<i>Chondrilla juncea</i> L.	<i>Festuca rothmaleri</i> (Litard.) Harkgr.-Dannenb.
<i>Chrysanthemum segetum</i> L.	<i>Filago lutescens</i> Jordan.
<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Filago pyramidata</i> L.
<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.	<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl.
<i>Daucus carota</i> L.	<i>Galactites tomentosa</i> Moench.
<i>Daucus crinitus</i> Desf. (4)	<i>Galium divaricatum</i> Pourret ex Lam.
<i>Desmazeria rigida</i> (L.) Tutin.	<i>Galium murale</i> (L.) All.
(*) <i>Dianthus laricifolius</i> Boiss. & Reuter.	<i>Galium parisiense</i> L.
<i>Digitalis purpurea</i> L.	<i>Galium spurium</i> L.
<i>Digitalis thapsi</i> L.	<i>Galium verticillatum</i> Danth.
<i>Dipcadi serotinum</i> (L.) Medicus.	<i>Galium verum</i> L.
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.	<i>Gastridium ventricosum</i> (Gonon) Schinz & Thell.
<i>Echinaria capitata</i> (L.) Desf.	<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) Beauv.
<i>Echium plantagineum</i> L.	<i>Genista hirsuta</i> Vahl

<i>Geranium dissectum</i> L.	<i>Juncus capitatus</i> Weiged.
<i>Geranium molle</i> L.	<i>Juncus squarrosus</i> L.
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	(*) <i>Juniperus oxycedrus</i> L.
<i>Gladiolus illyricus</i> Koch.	<i>Kichxia lanigera</i> (Desf.) Hand.-Mazz.
<i>Halymium occimoides</i> Lam.	<i>Koeleria caudata</i> (Link) Stendel.
<i>Halymium viscosum</i> (Willk.) P. Silva.	<i>Lactuca serriola</i> L.
<i>Hedypnois cretica</i> (L.) Dum.-Courset.	<i>Lactuca viminiana</i> (L.) J. & C. Presl.
<i>Helianthemum aegyptiacum</i> (L.) Miller.	<i>Lamarkia aurea</i> (L.) Moench.
<i>Helianthemum apenninum</i> (L.) Miller.	<i>Lathyrus angulatus</i> L.
<i>Helianthemum ledifolium</i> (L.) Miller.	<i>Lavandula luisieri</i> (Rozeira) Rozeira.
<i>Helianthemum salicifolium</i> (L.) Miller.	<i>Lavandula pedunculata</i> (Miller) Samp. ex Rozeira.
<i>Helychrysum stoechas</i> (L.) Moench.	<i>Lavandula sampaiana</i> Rozeira.
(*) <i>Herniaria cinerea</i> DC.	<i>Leontodon carpetanus</i> Lange.
(*) <i>Herniaria glabra</i> L.	<i>Leontodon taraxacoides</i> subsp. <i>longirrostris</i> Finch & P. D. Sell.
(*) <i>Herniaria hirsuta</i> L.	<i>Lepidium heterophyllum</i> Bentham.
(*) <i>Herniaria lusitanica</i> Chandhri.	<i>Linaria elegans</i> Cav.
(*) <i>Herniaria scabrida</i> Boiss.	<i>Linaria sparteae</i> (L.) Willd.
<i>Hieracium pilosella</i> L.	<i>Linum bienne</i> Miller.
<i>Hispidella hispanica</i> Barnades ex Lam.	<i>Linum trigynum</i> L.
<i>Holcus lanatus</i> L.	<i>Logfia gallica</i> (L.) Cosson & Germ.
<i>Holcus mollis</i> L.	<i>Logfia minima</i> (Sun.) Dumort.
<i>Holcus setiglumis</i> Boiss. & Reuter.	<i>Lolium rigidum</i> Gaudin.
<i>Hordeum hystrix</i> Roth.	<i>Lophocloa cristata</i> (L.) Hyl.
<i>Hordeum murinum</i> L.	<i>Lotus angustissimus</i> L.
<i>Hordeum secalinum</i> Schreber.	<i>Lotus conimbricensis</i> Brot.
<i>Hypericum humifusum</i> L.	<i>Lotus corniculatus</i> L.
<i>Hypericum perforatum</i> L.	<i>Lotus parviflorus</i> Desf.
<i>Hypochoeris glabra</i> L.	<i>Lotus subbiflorus</i> Lag.
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	<i>Lupinus angustifolius</i> L.
(*) <i>Illecebryum verticillatum</i> L.	<i>Lupinus hispanicus</i> Boiss. & Reuter
<i>Jasione montana</i> L.	<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.
<i>Juncus articulatus</i> L.	<i>Luzula forsteri</i> (Sun.) DC.
<i>Juncus bufonius</i> L.	

<i>Lythrum thymifolia</i> L.	<i>Paronychia argentea</i> Miller.
<i>Malcolmia lacera</i> (L.) DC.	<i>Paronychia echinulata</i> Miller.
<i>Malva hispanica</i> L.	<i>Periballia involucrata</i> (Cav.) Janka, Term. Füz.
<i>Medicago minima</i> (L.) Bartal	(*) <i>Petrorhagia prolifera</i> (L.) P. W. Ball & Heywood (6)
<i>Medicago polymorpha</i> L.	<i>Phagnalum saxatile</i> (L.) Cass.
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All.	<i>Phalaris canariensis</i> L.
<i>Melica ciliata</i> L.	<i>Phalaris coerulescens</i> Desf.
<i>Mentha pulegium</i> L.	<i>Phleum pratense bertoloni</i> L.
<i>Merendera pyrenaica</i> (Pourret) P. Fourn.	<i>Pimpinella villosa</i> Schousboe, Kong.
<i>Mibora minima</i> (L.) Desv.	<i>Pistacia terebinthus</i> L.
<i>Micropyrum tenellum</i> (L.) Link	<i>Plantago afra</i> L.
<i>Misopates orontium</i> (L.) Rafin.	<i>Plantago bellardii</i> All
<i>Moenchia erecta</i> (L.) P. Gaertner, B. Meyer & Scherb.	<i>Plantago coronopus</i> L.
<i>Molineriella laevis</i> (Brot.) Rony.	<i>Plantago holosteum</i> L.
<i>Molineriella minuta</i> (L.) Rony.	<i>Plantago lagopus</i> L.
<i>Montia fontana</i> ssp. <i>amporitana</i> Sennen.	<i>Plantago lanceolata</i> L.
<i>Muscari comosum</i> (L.) Miller.	<i>Plantago subulata</i> L.
<i>Myosotis</i> spp. (5)	<i>Poa annua</i> L.
<i>Narcissus bulbocodium</i> L.	<i>Poa bulbosa</i> L.
<i>Neatostema apulum</i> (L.) I. M. Johnston.	(*) <i>Polycarpom tetraphyllum</i> L.
<i>Odontites tenuifolia</i> (Pers.) G. Don fil.	<i>Prunella laciniata</i> (L.), L.
<i>Ononis repens</i> ssp. <i>australis</i> (Sirj.) Devesa.	<i>Psilurus incurvus</i> (Crouan) Schinz et Thell.
<i>Ononis subspicata</i> Lag.	<i>Pterocephalus diandrus</i> (Lag), Lag.
<i>Ornithopus compressus</i> L.	<i>Pulicaria paludosa</i> Link.
<i>Ornithopus perspusillus</i> L.	<i>Pyrus burgaeana</i> Decne, Jard.
<i>Ornithopus pinnatus</i> (Miller) Druce.	<i>Quercus faginea</i> Lam.
<i>Orobanche minor</i> Sm.	(*) <i>Quercus ilex</i> ssp. <i>ballota</i> (Desf.) Samp.
<i>Orobanche ramosa</i> L.	<i>Quercus suber</i> L.
<i>Ortegia hispanica</i> L.	<i>Radiola lineoides</i> Roth, Tent.
(*) <i>Papaver dubium</i> L.	(*) <i>Ranunculus bulbosus</i> L.
(*) <i>Papaver rhoeas</i> L.	(*) <i>Ranunculus paludosus</i> Poirét. (7)
<i>Parentucelia latifolia</i> (L.) Caruel in Parl.	<i>Ranunculus parviflorus</i> L.
<i>Parentucelia viscosa</i> (L.) Caruel.	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.

<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth.	<i>Sherardia arvensis</i> L.
<i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss.	<i>Silene alba</i> (Miller) E. H. L. Kransé.
<i>Romulea bulbocodium</i> (L.) Sebastiani & Mauri, Fl. Rom.	<i>Silene colorata</i> Poirét.
<i>Rosa</i> spp.	(*) <i>Silene gallica</i> L.
<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	<i>Silene portensis</i> L.
<i>Rubus</i> cf. <i>ulmifolius</i> Schott.	<i>Silene psammitis</i> Link ex Sprengel.
(*) <i>Rumex angiocarpus</i> L.	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke.
(*) <i>Rumex bucephalophorus</i> L.	<i>Sisymbrium austriacum</i> ssp. <i>contortum</i> .
(*) <i>Rumex papillaris</i> L.	<i>Sisymbrium officinale</i> L.
(*) <i>Rumex pulcher</i> L.	<i>Sisymbrium runcinatum</i> L.
(*) <i>Sagina apetala</i> Ard.	(*) <i>Spergula arvensis</i> L.
<i>Salvia verbenaca</i> L.	<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. & C. Presl (8).
<i>Sanguisorba hybrida</i> (L.) Nordbög.	<i>Stachys arvensis</i> (L.) L.
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	<i>Stellaria media</i> L.
<i>Santolina rosmarinifolia</i> L.	<i>Stipa capensis</i> Thunb.
<i>Saxifraga granulata</i> L.	<i>Stipa gigantea</i> Link.
<i>Scandix australis</i> L.	<i>Stipa lagascae</i> Roemer & Schultes.
<i>Scirpus holoschoenus</i> L.	<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski.
<i>Scleranthus annuus</i> L.	<i>Teesdalia coronopifolia</i> L.
<i>Scolymus hispanicus</i> L.	<i>Teucrium polium</i> ssp. <i>capitatum</i> L.
<i>Scorpiurus muricatus</i> L.	<i>Thapsia villosa</i> L.
<i>Scorpiurus vermiculatus</i> L.	<i>Thesium divaricatum</i> L.
<i>Sedum andegavense</i> L.	<i>Thymus mastichina</i> L.
<i>Sedum arenarium</i> L.	<i>Thymus zygis</i> L.
<i>Sedum caespitosum</i> L.	<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertner.
<i>Sedum tenuifolium</i> L.	<i>Tolpis umbellata</i> Adanson.
<i>Senecio gallicus</i> Chaix.	<i>Torilis nodosa</i> (L.) Gaertner.
<i>Senecio jacobaea</i> L.	<i>Trifolium angustifolium</i> L.
<i>Senecio lividus</i> L.	<i>Trifolium arvense</i> L.
<i>Senecio sylvaticus</i> L.	<i>Trifolium bocconeii</i> Savi
<i>Senecio vulgaris</i> L.	<i>Trifolium campestre</i> Schreber.
<i>Serapias lingua</i> L.	<i>Trifolium cernuum</i> Brot.
<i>Sesamoides canescens</i> .	<i>Trifolium cherleri</i> L.

<i>Trifolium dubium</i> Sibth	<i>Vulpia geniculata</i> (L.) Link.
<i>Trifolium gemellum</i> Peinet ex Willd.	<i>Vulpia membranacea</i> (L.) Dumort.
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	<i>Vulpia muralis</i> (Kunth) Nees.
<i>Trifolium hirtum</i> All.	<i>Vulpia myurus</i> (L.) C.C. Gmelin.
<i>Trifolium micranthum</i> Viv.	<i>Vulpia unilateralis</i> (L.) Stace.
<i>Trifolium pratense</i> L.	* <i>Xolantha plantaginea</i> (Willd.) Gallego.
<i>Trifolium repens</i> L.	* <i>Xolantha macrosepala</i> (Salzm. ex Boiss) Gallego.
<i>Trifolium retusum</i> L.	<i>Ziziphora hispanica</i> L.
<i>Trifolium scabrum</i> L.	
<i>Trifolium smyrnaceum</i> Boiss.	
<i>Trifolium stellatum</i> L.	(1) Incluye también <i>Aira cupaniana</i> Guss.
<i>Trifolium striatum</i> L.	(2) Subespecie <i>latraceum</i> en todos los casos determinados.
<i>Trifolium strictum</i> L.	(3) Subespecie <i>castellana</i> en todos los casos determinados.
<i>Trifolium subterraneum</i> L.	(4) Incluye también <i>Daucus setifolius</i> Desf.
<i>Trifolium suffocatum</i> L.	(5) Incluye también <i>Myosotis stricta</i> Link ex Roemer & Schultes, <i>M. discolor</i> Pers. y <i>M. ramosissima</i> Rochel.
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	(6) Incluye también <i>Petrorragia nanteuillii</i> (Burnat) P.W.Ball & Heywood.
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) Beauv.	(7) Incluye también <i>Ranunculus gregarius</i> Brot.
<i>Trisetum loeflingianum</i> (L.) C.	(8) Incluye también <i>Spergularia purpurea</i> (Pers.) G. Dun fil.
<i>Trisetum ovatum</i> (Cav.) Pers.	
<i>Trisetum paniceum</i> Rupr.	
<i>Umbilicus rupestris</i> Dc.	
<i>Urtica urens</i> L.	
(*) <i>Velezia rigida</i> Loebl. ex L.	
<i>Verbascum pulverulentum</i> Vill.	
<i>Veronica agrestis</i> L.	
<i>Veronica arvensis</i> L.	
<i>Vicia lathyroides</i> L.	
<i>Vicia lutea</i> L.	
<i>Vicia sativa</i> L.	
<i>Vicia tenuissima</i> (Bieb.) Schinz & Thell.	
<i>Viola kitaibeliana</i> Schultes in Roemer & Schultes.	
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray.	
<i>Vulpia ciliata</i> Dumoert.	

Anexo II. Resultados de los análisis físico-químicos de los suelos de los sectores de monte y pastizal de las localidades de estudio. Los 50 primeros valores en las tablas corresponden a los sectores de monte de las distintas localidades (F), y los 50 restantes a los de pastizal. Se indican los valores totales (tot) y los cambiables (cam). Los contenidos de arena, arcilla y limos se indican en porcentaje.

F	Ca cam	Mg cam	Na cam	K cam	Fe cam	Mn cam	Zn cam	Cu cam	Al cam	N	Al (eq)	H+	Cap. cam	arena
2	1.74	.35	.017	.205	26	16	3.7	0	20	.066	0	.04	.04	80
3	2.14	.31	.017	.23	37	49	5	0	40	.096	0	.5	.5	68
4	1.84	.41	.013	.205	27	27	3.3	0	20	.062	0	.04	.04	77
5	2.94	.48	.022	.256	48	205	2.8	0	20	.101	0	.02	.02	62
6	3.1	.58	.03	.205	74	30	3.3	0	70	.152	0	.08	.08	47
7	1.2	.21	.026	.153	33	37	2.1	0	50	.086	.11	.12	.23	76
8	1.74	.45	.013	.102	135	61	3	1	20	.087	0	.1	.1	76
9	1.54	.31	.013	.154	43	43	2.7	0	60	.142	0	.12	.12	67
11	5.1	.86	.013	.383	105	59	3.7	0	80	.232	0	.04	.04	64
12	3.84	.93	.043	.281	36	33	3.5	0	40	.072	0	.1	.1	73
13	1.84	.41	.043	.281	37	42	2.4	0	80	.109	.11	.16	.27	67
14	2.7	1.36	.043	.358	32	220	4.4	0	40	.075	0	.08	.08	61
15	4.34	1.18	.043	.358	43	32	3.1	0	50	.129	0	.18	.18	63
16	10.54	3.48	.043	.345	19	18	1.6	0	20	.056	0	.1	.1	70
17	10.8	3.29	.043	.23	13	4	1.5	0	20	.045	0	.06	.06	75
18	4.3	1.11	.043	.434	30	13	1.9	0	20	.091	.11	.12	.23	76
19	11.7	4.98	.065	.383	31	24	2.6	0	30	.085	.11	.08	.19	74
20	8	2.37	.087	.319	40	10	2.3	0	30	.094	.11	.1	.21	74
21	5.54	1.44	.043	.268	50	19	3	0	30	.107	.11	.04	.15	73
22	2.54	.66	.03	.256	36	31	3.4	0	30	.075	.11	.08	.19	70
23	2.5	.56	.022	.307	33	30	2.7	0	30	.102	0	.12	.12	76
24	1	.27	.022	.23	28	23	2.2	0	30	.06	.22	.26	.48	69
25	1.24	.48	.17	.256	56	4	2.1	0	130	.118	.66	.7	1.36	72
26	3.44	.62	.026	.332	74	14	2.3	0	90	.183	.11	.12	.23	65
27	1.44	.4	.013	.205	17	22	2.5	0	30	.05	0	.1	.1	75
28	4.44	.97	.026	.193	32	28	3	0	20	.135	0	.06	.06	76
29	1.8	.44	.017	.153	13	6	1.9	0	20	.062	0	.1	.1	82
30	4.24	.62	.017	.345	30	28	3.3	0	10	.106	0	.14	.14	72
31	.54	.19	.013	.077	25	44	1.3	0	20	.036	0	.06	.06	71
32	3.34	1.03	.03	.294	48	52	3.6	0	20	.12	0	.1	.1	53
33	.6	.15	.013	.102	48	8	.6	0	90	.213	.22	.32	.54	79
34	.4	.11	.026	.128	62	17	1.1	0	70	.074	.44	.56	.1	81
35	2.04	.7	.017	.179	24	17	1.7	0	10	.065	0	.1	.1	66
36	5.04	.91	.026	.358	59	104	10.4	0	30	.124	0	.05	.05	65
37	.24	.11	.022	.102	28	3	1.8	0	120	.083	.55	.62	1.17	70
38	.74	.23	.017	.077	.36	.2	2.4	0	50	.127	.22	.36	.58	49
39	3.44	5.35	.087	.23	93	245	3.3	1	40	.077	0	.06	.06	56
41	1.6	.58	.03	.205	170	65	4.3	0	40	.147	0	.1	.1	63
42	.6	.19	.017	.102	104	56	3.7	0	190	.259	.33	.46	.79	43
43	.8	.16	.013	.115	43	15	1.7	0	30	.084	.11	.12	.23	69
44	.9	.33	.017	.077	18	7	.9	0	30	.05	.11	.18	.29	70
45	4.34	.45	.017	.217	61	28	3.5	1	60	.174	0	.04	.04	67
46	.68	.41	.022	.077	72	40	3.2	1	70	.169	.22	.24	.46	42
47	1.44	.44	.026	.179	23	19	2.2	0	20	.083	0	.06	.06	69
48	.6	.23	.022	.166	27	9	2	0	40	.072	.22	.3	.52	56
49	.38	.15	.043	.153	28	2	1.7	0	210	.132	.77	.74	1.51	50
50	2.54	.64	.022	.205	47	42	3.7	0	30	.138	0	.14	.14	69
51	.5	.19	.022	.102	37	42	2	0	60	.182	.33	.54	.87	22
52	1	.81	.043	.077	50	15	3.3	0	50	.076	.22	.34	.56	53
53	.5	.21	.022	.153	22	6	3.9	0	40	.1	.11	.26	.37	39
2	1.44	.21	.017	.153	41	27	4.3	0	40	.086	0	.06	.06	78
3	2.64	.45	.043	.128	99	50	5.1	0	30	.165	0	.06	.06	54
4	2.1	.56	.03	.179	61	30	3.8	0	20	.098	0	.06	.06	67
5	2.04	.44	.022	.383	63	94	4.2	0	30	.122	0	.1	.1	52
6	1.6	.29	.022	.179	56	25	1.9	0	60	.104	.11	.18	.29	40
7	1.1	.15	.017	.102	180	53	4	0	50	.176	0	.12	.12	66
8	4	1.22	.065	.128	57	70	3.4	0	30	.142	0	.1	.1	55
9	1.2	.27	.013	.128	205	194	4.2	1	80	.2	0	.12	.12	53
11	4.9	.82	.087	.179	280	35	3.2	0	30	.32	0	.1	.1	64
12	7.64	2.04	.087	.281	145	74	6	2	80	.211	0	.08	.08	51
13	2.7	.68	.043	.652	130	92	4.9	0	90	.118	.11	.18	.29	69
14	4.04	2.47	.087	.445	94	102	4.5	1	40	.15	0	.04	.04	59
15	2.04	.58	.043	.179	49	26	2.6	0	40	.076	.11	.24	.35	64
16	9	3.11	.043	.383	21	33	2.2	0	20	.053	0	.1	.1	70
17	9.1	2.84	.043	.409	15	18	2.2	0	10	.072	0	.06	.06	78
18	3.1	.82	.065	.332	88	19	2.2	0	30	.104	.11	.24	.35	75
19	10.6	3.95	.043	.473	21	46	2.2	0	20	.091	0	.08	.08	73
20	8.24	2.63	.087	.345	33	4	2.2	0	20	.063	.11	.08	.19	72
21	3.52	.81	.043	.319	34	11	2.9	0	20	.104	.11	.06	.17	77
22	3.4	1.03	.087	.422	140	23	2.4	0	30	.165	.11	.24	.35	61
23	3.8	.6	.022	.281	74	30	5.3	0	30	.156	0	.03	.03	71
24	4	1.65	.143	.383	490	64	6.3	2	130	.516	.33	.5	.83	54
25	.9	.23	.026	.179	33	4	2.1	0	90	.126	.22	.22	.44	72
26	2.8	.6	.026	.371	77	18	1.9	0	60	.199	.11	.12	.23	64

27	2.6	.7	.052	.332	175	39	3.4	0	50	.233	.22	.32	.54	61
28	3.4	.64	.03	.307	31	27	3	0	10	.116	0	.35	.35	80
29	2.14	.48	.017	.166	23	14	2.2	0	20	.07	0	.12	.12	81
30	2.24	.44	.017	.205	23	6	2.2	0	10	.063	0	.06	.06	79
31	1.5	.45	.07	.256	.21	.2	1.2	0	10	.043	.11	.16	.27	67
32	1.1	.21	.013	.141	65	32	2.6	0	20	.15	0	.8	.8	57
33	1.6	.45	.174	.307	480	280	3.5	0	110	.278	.22	.24	.46	57
34	.6	.15	.026	.102	58	24	2	0	20	.07	0	.14	.14	83
35	2.14	.74	.035	.511	41	51	2.4	0	10	.077	0	.1	.1	69
36	2	.52	.017	.332	70	86	5.2	0	30	.143	0	.05	.05	53
37	.24	.11	.039	.102	72	5	2	0	100	.057	.44	.62	1.06	69
38	1.4	.78	.061	.077	43	20	1.8	0	20	.085	0	.14	.14	47
39	10.2	4.53	.052	.332	49	275	2.6	1	20	.132	0	.04	.04	49
41	1.74	.66	.043	.23	77	41	3	1	20	.092	0	.06	.06	61
42	.74	.44	.03	.179	91	34	3.3	1	20	.175	0	.06	.06	56
43	.54	.15	.017	.102	36	11	2.3	0	30	.056	0	.18	.18	72
44	.82	.23	.017	.128	22	8	1.5	0	30	.057	0	.14	.14	73
45	1.44	.48	.03	.153	77	9	2.1	0	20	.093	0	.06	.06	72
46	1.34	.62	.043	.242	62	31	2.2	0	40	.173	.11	.14	.25	41
47	.8	.25	.061	.102	76	55	3	0	30	.121	.11	.24	.35	57
48	1.44	.62	.087	.128	56	17	2.5	0	20	.122	0	.12	.12	44
49	.4	.15	.022	.128	19	9	1.6	0	130	.11	.55	.58	1.13	50
50	1.9	.64	.043	.166	84	41	3	0	30	.115	0	.16	.16	71
51	.8	.44	.065	.077	49	36	2.3	1	10	.176	0	.18	.18	16
52	1.02	.72	.043	.077	62	17	2.4	0	20	.103	0	.3	.3	48
53	.44	.16	.043	.128	105	21	3	0	40	.189	.11	.18	.29	68

F	arcilla	limo	cap. campo	P. march.	Ca Tot	Mg Tot	Na Tot	K Tot	Fe Tot	Mn Tot	Zn Tot	Cu Tot	Al Tot
2	5	15	8.8	3.6	3125	3967	333	4500	16883	367	58	0	20833
3	8	24	11.7	4.6	4166	3750	333	7000	15417	500	77	0	16667
4	6	17	9.3	3.9	4166	5000	250	5000	20417	350	62	0	20833
5	8	30	11.8	4.5	2083	1467	500	3333	8333	650	23	0	12500
6	13	40	14.5	6.9	4166	1667	250	3833	18750	533	42	0	27083
7	7	17	9.9	4.6	3125	1467	333	1833	7717	400	35	0	14563
8	5	19	11.2	5.3	4166	4167	333	10000	35833	633	77	33	35417
9	7	26	12.4	6	2083	1667	250	3000	10217	516	52	17	18750
11	7	29	18.3	9.1	2083	4800	166	5666	18133	433	55	0	18750
12	6	21	9.5	4.5	1042	2717	166	4000	11677	383	55	33	18750
13	9	24	11.7	5	208	1250	83	1833	10217	450	57	0	20833
14	14	25	13.4	6.3	2083	3133	333	6333	25833	917	78	33	37500
15	12	25	12.3	6.3	416	2717	166	5833	13333	317	50	17	33333
16	20	10	16.2	8.9	2083	5633	166	6666	17500	217	48	17	52083
17	12	13	15.8	7.8	2083	5000	166	3666	13333	133	35	17	37500
18	7	17	12.6	6	1045	4383	166	5166	16467	267	57	17	22583
19	17	9	20.7	12.1	2083	5000	166	4000	13750	217	42	0	33333
20	15	11	16.6	7.5	1875	3967	166	6166	16467	217	60	0	35417
21	6	21	10.6	5.5	1250	5417	250	9166	23750	333	63	0	35417
22	6	24	9	4.5	833	3550	166	4666	15217	317	68	0	18750
23	6	18	9.3	4.9	1458	6667	166	6500	25833	550	87	0	33333
24	7	24	9	4.5	208	5217	250	10167	25416	500	67	0	41667
25	5	23	14.8	7.4	833	2083	166	4666	11467	100	51	0	29167
26	8	27	18.2	8.2	833	3133	166	5000	16300	250	63	0	27083
27	6	19	5.7	2.3	250	1050	100	1833	5633	233	28	0	10417
28	6	18	12.5	6.4	3542	7500	333	6500	31250	583	108	0	35417
29	4	14	7.4	3.3	208	2683	166	4500	8333	83	43	0	22917
30	6	22	10.9	5	2083	8133	166	10833	28750	433	82	0	31250
31	6	23	7.4	3.2	333	1467	166	4000	7300	200	30	0	14583
32	12	35	15.4	7	833	3550	333	7833	30000	233	58	0	33333
33	6	15	11.9	4.8	625	2717	166	4833	12917	166	73	0	22917
34	4	15	7	2.8	166	633	166	1666	2916	83	22	0	6250
35	8	26	10.9	4.2	416	1250	166	3000	6883	150	30	0	14583
36	7	28	14.1	6	625	3333	166	3500	14166	650	168	0	20833
37	8	22	10.7	4.8	166	500	166	3333	5633	50	25	0	27083
38	9	42	14.7	6	1166	6250	250	8833	33750	883	62	17	41666
39	21	23	19.4	10.8	833	6050	333	5666	20833	767	50	17	31250
41	10	27	15.6	24.28	1000	6383	166	4666	11250	267	80	0	41666
42	15	42	20.7	25.32	1166	8550	500	16000	40417	333	102	33	60417
43	9	22	10	3.8	333	1250	166	3833	7917	150	28	0	18750
44	10	20	8.7	4.1	166	1250	166	3500	7716	116	25	0	16666
45	10	23	19.5	8.8	500	8050	200	10500	26666	350	85	17	41666
46	18	40	18.1	7.8	1666	872	583	15500	23333	400	92	17	62500
47	7	24	10.8	4.9	166	2300	250	5833	12717	233	68	0	27083
48	12	32	13	5.7	1666	3333	166	7166	20216	100	45	17	25000
49	10	40	17.5	7.7	333	1467	250	8333	19167	100	35	17	35417
50	8	23	13.2	6.2	333	2717	166	7333	12917	317	72	17	29167
51	20	56	24.4	11.3	833	6666	500	12833	41250	400	85	33	54166
52	12	35	12.1	5.7	500	8050	250	6666	37500	266	113	33	37500
53	11	50	14	6.7	333	4383	250	10667	28333	100	83	0	4583
2	5	17	10.3	3.9	4166	3967	333	4166	16467	367	62	0	18750
3	10	36	16.2	7.1	4166	6666	333	7333	22083	500	88	0	33333

4	9	24	12	4.9	4166	5633	250	3500	19167	250	50	0	25000
5	11	37	11.7	5	3125	1883	333	3833	12717	533	37	0	16667
6	17	43	13.8	6.4	2083	1883	416	5166	18333	533	40	0	29167
7	6	28	14.9	7.6	2083	1467	333	2333	6883	217	33	0	12500
8	14	31	18	8.6	4166	6050	333	6333	28333	517	70	17	29167
9	7	40	17.3	8.9	3125	2300	333	5333	11050	567	55	17	22917
11	9	27	29.5	14.9	4166	5833	250	5333	20217	317	58	0	22916
12	10	39	19.3	11	2083	3967	166	5333	13967	450	73	33	29167
13	8	23	12.2	5.6	208	2500	83	3833	13333	400	68	0	25000
14	14	27	19.5	8.4	1042	4583	333	9166	29583	483	80	17	47917
15	9	27	9.9	4.4	208	1883	333	3000	10417	217	48	0	16667
16	18	12	14.6	7.9	2083	4583	166	5666	15833	283	43	17	39583
17	13	9	17.2	8.2	10042	3750	166	4500	10217	150	32	0	27083
18	7	18	11.2	5.3	2083	3750	166	7500	15217	283	57	0	29167
19	17	10	17.3	8.3	2083	6666	166	3166	15417	250	42	0	39583
20	17	11	16.3	7.2	2083	4383	166	5666	16467	200	58	0	33333
21	5	18	9.9	4.8	1250	5833	333	11000	24167	283	70	0	37500
22	10	29	13.4	6.7	1042	3800	166	5666	15417	283	72	0	22917
23	7	22	11.6	6.1	1875	6467	166	7333	25833	417	83	0	33333
24	10	36	43.4	25.8	833	5633	333	9166	26667	433	80	17	54167
25	5	23	11.7	5.8	416	1667	166	4666	8967	100	47	0	25000
26	9	27	17.4	8.4	833	2917	166	5000	16300	317	62	0	25000
27	9	30	17	8.3	625	1883	166	3166	9383	233	40	0	18750
28	5	15	9.4	5.1	2500	5633	333	7000	26250	400	80	0	27083
29	4	15	7.6	3.4	416	2500	250	3833	9583	150	57	0	20833
30	6	15	8.2	3.6	2083	7917	166	10333	28333	417	77	0	31250
31	9	22	10	3.9	208	1883	166	3333	8333	283	33	0	14583
32	7	36	17.1	6.1	625	2300	250	6166	17917	217	50	0	22917
33	8	35	28.3	11.6	625	2500	333	4666	19167	266	73	0	29167
34	4	13	7.9	3.3	166	633	166	2000	2916	133	22	0	6250
35	8	23	10.2	4	416	1250	166	6166	6666	166	32	0	14583
36	10	37	14	6.3	625	3333	166	5166	14166	533	102	0	22917
37	8	23	10.4	4.8	666	533	166	2833	6466	50	28	0	22917
38	12	41	12.7	5.8	1166	5833	333	9333	40417	267	87	33	43750
39	27	24	29.9	16.1	2500	10417	416	7666	35417	317	88	33	41666
41	9	30	14.4	6.5	333	1833	166	4833	11883	217	38	0	18750
42	9	35	19.8	8.8	333	1883	333	10833	11467	217	38	17	20833
43	6	22	8.2	3.4	166	1250	166	3333	6666	117	27	0	14583
44	7	20	8	3.8	166	1050	166	3000	8333	150	27	0	14500
45	9	19	10.1	4.1	166	3800	200	7166	16883	183	60	0	27083
46	21	38	17.5	8.3	1666	8550	700	17833	25000	416	100	33	68750
47	7	36	12.4	5.7	1666	2300	266	5500	12717	300	58	0	29167
48	14	22	19.6	9.3	166	6666	500	10500	37083	233	77	33	47917
49	12	38	16.2	7.4	333	1883	250	7166	26250	217	40	17	33333
50	8	21	13.6	6.5	500	2717	166	5500	12500	233	52	0	22917
51	23	61	29.7	15.4	833	6883	500	11666	38333	367	85	33	52083
52	10	42	20.8	9.5	333	6050	166	4500	24166	183	75	17	25000
53	10	22	18.6	8.8	333	4383	250	9000	25000	150	88	17	37500

F	P Tot	Mat. orgáni.	Conduct..	pH	Cantos %	Gravas %
2	260	1.33	301.6	6.3	1.763	16.967
3	282	2.43	454.7	6	0	9.911
4	463	1.3	370	6	3.414	13.693
5	100	2.32	429	6.5	1.38	13.191
6	248	4.27	418	5.9	7.195	40.389
7	115	2.32	43.5	5.9	1.46	9.319
8	476	1.71	178.2	6	4.021	34.405
9	280	3.25	264	6.1	1.677	16.846
11	410	5.66	357.5	6.35	0	11.559
12	182	2.11	361.9	6	4.237	14.409
13	355	3.32	345.7	5.45	10.239	17.019
14	382	2.07	232	6.1	4.487	27.786
15	290	3.49	255.2	5.8	13.12	22.946
16	367	1.42	630	5.95	2.473	21.416
17	322	.93	540	6.2	1.617	14.654
18	720	1.97	419.2	6.1	1.706	17.903
19	220	2.07	44.2	5.9	0	25.927
20	762	2.35	550	5.9	0	22.11
21	318	3.7	371	6.2	1.461	26.325
22	765	2.14	315.5	6.1	1.727	12.388
23	673	2.27	401.3	6.2	0	16.104
24	295	1.65	187.2	5.85	5.788	24.673
25	548	4.88	154.1	5.8	0	22.742
26	492	4.84	362.7	6	2.81	29.94
27	118	1.17	356.8	5.9	14.937	17.664
28	777	2.75	327.5	6.4	0	18.839
29	108	1.51	286	5.95	7.18	31.446
30	1017	2.47	466.3	6.8	2.329	9.942
31	62	.69	228	6.1	0	5.549
32	233	3.64	412.3	6	9.167	5.54
33	935	4.47	245	5.5	2.988	24.794

34	78	1.82	353.5	4.9	0	1.478
35	62	1.75	155.8	5.9	16.751	16.088
36	323	3.23	342	6.2	3.165	27.502
37	180	2.1	271.7	5.5	17.755	13.895
38	360	2.86	319.2	5.7	5.14	37.455
39	227	1.77	360.8	5.9	4.547	10.876
41	153	3.26	491.6	5.5	6.997	26.856
42	530	5.32	319.2	5.2	7.334	26.211
43	80	2.52	416.3	5.5	34.522	22.689
44	30	1.46	445.5	5.5	29.756	14.127
45	757	5.85	429	6.8	3.945	17.652
46	298	3.68	409.3	6.3	5.317	22.868
47	152	2.4	299	6.3	0	36.705
48	172	1.71	376.2	6	5.535	23.57
49	142	4.53	242.4	5.8	22.849	24.648
50	408	3.32	420.7	6.4	25.098	13.335
51	240	3.51	392.2	5.8	0	5.078
52	168	1.54	660	6.1	9.971	29.23
53	172	2.66	534.8	5.9	5.066	34.457
2	360	2.08	580	6.4	0	11.842
3	355	3.38	336.4	6	0	6.376
4	222	1.91	416.4	5.9	0	8.869
5	237	2.63	533.5	6	1.037	13.567
6	315	2.46	225.5	5.9	11.622	32.103
7	182	4.2	308	5.8	9.805	.067
8	322	3.21	258.5	6.2	3.125	19.338
9	277	4.14	286	6.1	0	5.759
11	562	6.76	341	6.2	6.59	16.691
12	258	4.8	850	6.3	0	9.759
13	293	3.07	810	5.35	0	7.387
14	295	3.07	330.6	5.8	4.222	0
15	140	2.18	435	5.4	0	24.713
16	383	1.69	275	6.3	1.379	26.759
17	252	1.62	520	6.45	0	9.686
18	1173	2.94	640	5.7	4.022	10.48
19	283	2.14	650	6.5	0	1.996
20	763	1.24	494.9	6	0	20.311
21	528	2.28	326.4	6.4	2.098	25.397
22	993	3	480.5	5.7	0	12.294
23	647	2.75	680	6.4	0	17.224
24	587	10.86	338	5.6	30.861	8.504
25	522	3.54	326.2	5.9	0	16.309
26	502	5.33	250.6	5.9	0	25.819
27	202	4.64	660	5.3	2.063	5.615
28	640	2.54	353.1	6.5	0	15.916
29	167	1.58	381.6	5.9	0	34.017
30	918	1.1	521	6.3	0	9.043
31	73	.89	313.6	6	0	7.349
32	238	3.61	235	6	0	34.026
33	1170	6.36	424	5.6	0	32.586
34	37	1.48	504	5.5	0	1.976
35	110	1.89	420.8	6.1	9.347	23.705
36	307	2.92	303.8	6.1	.859	3.484
37	255	1.34	302	5.6	6.261	22.429
38	338	1.63	405.2	6.2	4.129	22.302
39	402	2.48	548.8	6.9	6.554	2.724
41	155	2.41	498.4	5.8	3.358	27.805
42	392	3.13	531.1	5.7	4.004	25.177
43	72	1.42	477.3	5.5	13.872	19.129
44	98	1.73	555	5.6	8.46	22.141
45	402	2.52	278	6.55	.624	24.912
46	387	3.98	555.5	6.2	10.042	17.698
47	203	2.99	404.8	6.1	0	31.561
48	272	2.63	477.3	6.1	1.064	2.125
49	155	3.78	319	6	8.601	28.548
50	407	2.82	370	6.5	14.41	16.156
51	162	3.74	388.7	6.3	0	3.603
52	153	2.59	397.9	6.3	3.083	11.541
53	245	4.4	609.5	5.9	2.566	14.871

Sile.gallica	.3	0	1.8	.333	.92	.56	.333	2.5	.529	0	0	0	.727	0	0	0	.571	0	0	0	0	0
Carl.racemosa	.133	.154	0	0	.52	.08	.458	0	1.8	0	1.62	1	.045	0	0	0	0	0	0	0	.667	.176
Orni.pinnatus	.033	0	0	0	.06	0	.667	.5	1.1	.25	0	0	.045	0	0	0	0	0	0	.875	.2	.294
Sper.arvensis	1.16	.154	1.6	.222	1.04	.24	.458	.25	2.2	2	0	0	0	0	0	.25	0	0	0	0	.133	.088
Tees.coronopifo	2.7	.077	.8	.333	.54	.76	2.45	2.12	3.2	0	.375	.25	0	.5	0	0	0	.25	0	0	.733	.235
Tolp.harbata	.4	0	0	.778	.98	.36	.5	2	5.8	3	4.25	.875	.727	0	0	.5	0	0	0	.5	.067	.735
Vulp.ciliata	2.96	3.46	2.2	2.77	1.32	3.32	3.54	1	3.8	3.5	.875	.5	.045	0	0	.75	.143	.25	.222	.125	.267	1.20
Vulp.muralis	5.3	5.69	3	1.88	5.54	4.64	6.33	4.62	7.1	3.75	4	3.12	1.86	2.66	1.33	2.75	1.28	.5	.222	1.25	.733	4.76
Andr.integrifol	1.9	3.30	3.8	.222	.08	.08	.167	.375	1.01	6.7	.25	.25	.227	1.33	0	.5	.429	.5	0	.25	.133	.294
Anth.aristatum	.1	0	0	.889	.88	.04	.125	0	1.30	5.2	2.87	0	1.13	0	0	0	.143	0	.111	0	.133	1.32
Cham.mixtum	.033	0	3.6	.556	.26	.64	0	.25	3.26	6.7	.25	0	0	0	0	0	.286	0	0	0	0	.029
Cyti.multifloru	0	0	0	3	0	0	.542	0	.327	5.2	3.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.067	.088
Ranu.paludosus	.033	0	0	0	.04	0	.208	0	.337	0	4.2	0	.227	0	0	0	0	0	0	.125	0	.147
Stac.arvensis	0	0	0	0	.06	.04	.083	0	.365	0	1.5	.375	0	0	.333	0	0	0	0	0	0	.059
Agro.pourreti	.333	0	1.4	.556	1.68	0	.208	0	1.65	0	4.1	.875	.318	0	0	0	0	0	0	0	0	.118
Euph.exigua	0	0	0	0	.36	.12	.083	1	1.18	0	6.7	1	.273	0	0	0	.143	.75	0	0	0	.294
Gali.parisiense	.7	2.15	3.6	0	.52	.2	.042	1.12	.644	0	4.7	.375	0	.5	1	0	0	1	.111	.375	0	.206
Chae.fasciculat	0	0	0	0	.3	0	0	0	.154	0	1.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Miso.oronithium	.033	0	0	0	0	.2	.042	0	0	0	.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Linu.bienne	0	0	0	0	.04	0	0	0	.048	0	3.5	0	.182	0	0	0	0	0	0	0	0	.029
Linu.tigrinum	0	0	0	0	0	0	0	1	.135	0	1.6	0	.455	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Brom.lanceolatu	0	0	0	0	0	0	0	0	.038	0	0	2.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Conv.arvensis	.1	.615	.8	0	.42	.44	0	0	.106	0	0	1.5	1.86	0	0	0	.143	0	0	0	0	0
Gaud.fragilis	0	0	0	0	1	0	.083	0	2.01	0	2.87	3.7	.364	0	0	0	0	0	0	0	0	.412
Gala.tomentosa	0	0	0	0	0	0	0	0	.029	0	.125	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gast.ventricosu	0	0	0	0	0	0	0	0	.019	0	0	.37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.029
Hern.scabrida	.033	0	0	0	0	0	0	0	.038	0	0	.87	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Loli.rigidum	0	0	2	0	.12	.28	0	0	.269	0	0	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0	.067	0
Malv.hispanica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.029
Onon.repens	.067	0	0	0	.36	0	0	0	.019	0	0	1.7	.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scor.vermiculat	0	0	0	0	0	0	0	0	.01	0	0	.37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phal.coerulesce	0	0	0	0	.04	0	0	0	0	0	0	1.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plan.lanceolata	.067	0	.4	.889	2.7	0	0	0	.346	0	0	1.1	1.5	0	.333	0	.143	0	0	0	.2	0
Care.divisa	.067	.231	0	.333	.08	0	.083	0	.087	0	.125	0	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyno.cristatus	.067	0	0	0	.06	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyno.dactylon	.2	.154	0	.444	2.9	3.88	.208	.25	2.28	.5	1.5	1	3.5	0	0	0	0	0	0	0	.067	.059
Gali.verum	0	0	0	0	.02	0	0	0	0	0	0	0	.86	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cham.tridentatu	0	0	0	0	0	0	0	,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,9	0	0
Dauc.crinita	0	0	0	0	,04	,24	,208	0	,163	0	0	,375	1,04	0	0	0	0	0	0	0	1,3	,941
Crep.capillaris	,133	0	,2	0	,04	0	,458	,125	,038	0	0	0	0	0	0	,571	0	0	0	,73	,029	
Coro.repanda	,633	0	,4	0	,18	,08	1,37	2,87	,615	0	0	,125	,045	0	0	0	1,14	1	0	,125	2,5	,765
Carl.corymbosa	,367	0	0	0	,52	,32	0	0	,087	0	0	0	,045	0	,333	0	0	,25	0	0	1,4	0
Cist.ladanife	,233	,077	0	0	,06	0	,292	1,5	,058	0	0	1,62	,045	4,83	,667	0	2,57	,25	5,77	4,37	6,1	6,6
Aira.cariophyll	1,13	,769	,8	0	1,66	,32	3,20	2	3,39	,25	0	0	1,18	0	0	0	,429	0	0	,625	,467	2,7